

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ

Державний природознавчий музей

На правах рукопису

ГОБЛИК КАЛИНА МИХАЙЛІВНА

УДК 595.71+591.5+591.

**БІОТОПНА ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ ТА ІНДИКАТОРНЕ ЗНАЧЕННЯ
НАСЕЛЕННЯ КОЛЕМБОЛ ЗАКАРПАТСЬКОЇ НИЗОВИНИ**

03.00.16 – екологія

Дисертація на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук

Науковий керівник:
Капрусь Ігор Ярославович
доктор біологічних наук,
старший науковий співробітник

Львів – 2015

ЗМІСТ

ВСТУП.....	4
РОЗДІЛ 1. КОЛЕМБОЛИ ЯК ОБ’ЄКТ ЕКОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ В УКРАЇНІ	10
РОЗДІЛ 2. ПРИРОДНІ УМОВИ ЗАКАРПАТСЬКОЇ НИЗОВИНИ	22
2.1. Фізико-географічні умови	22
2.2. Основні види біотопів регіону та особливості їх поширення	32
РОЗДІЛ 3. ОБ’ЄКТИ, МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ.....	38
3.1. Характеристика досліджених біотопів	38
3.2. Матеріал і методи досліджень	56
РОЗДІЛ 4. СТРУКТУРА НАСЕЛЕННЯ КОЛЕМБОЛ ПРИРОДНИХ БІОТОПІВ.....	63
4.1 Таксоцен колембол дубових лісів.....	63
4.1.1. Заплавні дубово-в’язово-ясеневі біотопи.....	64
4.1.2. Субпанонські дубово-грабові біотопи	70
4.1.3. Паннонські ксеротермні дубові біотопи.....	75
4.2. Таксоцен колембол ксеротермних субпаннонських чагарників	80
4.3. Таксоцен колембол лучних біотопів.....	85
4.3.1. Субпаннонські лучні степи	87
4.3.2. Низинні викошувані луки	93
4.3.3. Заплавні луки	99
РОЗДІЛ 5. ОСОБЛИВОСТІ ДИФЕРЕНЦІАЦІЇ НАСЕЛЕННЯ КОЛЕМБОЛ ПРИРОДНИХ БІОТОПІВ.....	105
5.1. Специфіка угруповань колембол лісових і чагарникових біотопів	107
5.2. Специфіка угруповань колембол лучних біотопів	111
5.3. Порівняльний аналіз угруповань колембол природних біотопів	113
РОЗДІЛ 6. АНТРОПОГЕННІ ФАКТОРИ ДИФЕРЕНЦІАЦІЇ НАСЕЛЕННЯ КОЛЕМБОЛ.....	123

6.1. Вплив урбанізації	124
6.2. Вплив гідромеліорації	137
6.3. Інтродукція і синантропізація видів	146
РОЗДІЛ 7. ІНДИКАТОРНЕ ТА ПРИРОДООХОРОННЕ ЗНАЧЕННЯ	
КОЛЕМБОЛ	152
7.1. Ценотичний рівень біоіндикації	155
7.2. Особливості біоіндикації на ландшафтному рівні	162
7.3. Проблеми охорони біорізноманіття ґрунтів	166
ВИСНОВКИ	170
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	173
ДОДАТОК А. Зведений список видів ногохвісток дубових лісів	
Закарпатської низовини та їх ареалогічна, біоморфологічна і екологічна характеристики	198
ДОДАТОК Б. Зведений список видів ногохвісток лучних біотопів	
Закарпатської низовини та їх біоморфологічна і екологічна характеристики	202
ДОДАТОК В. Зведений список видів колембол Закарпатської рівнини	205
ДОДАТОК Г. Значення індексу відносної біотопної приуроченості	
Песенка (F_{ij}) для угруповань колембол урбанізованих біотопів Закарпаття	210

ВСТУП

Про нерівномірність просторового розподілу біоти спеціалістам відомо вже досить давно. Ця особливість є наслідком реагування організмів і їх угруповань на дію факторів навколишнього середовища, серед яких важливого значення в останній час набувають антропогенні впливи. Один із негативних наслідків господарського використання природних ландшафтів - фрагментація і ізоляція біотопів. З одного боку, ізольовані популяції рослин і тварин зазнають поступового генетичного виродження і втрачають свій еколого-адаптивний потенціал, з іншого - це призводить до збільшення різноманіття біотичних угруповань і видового багатства в межах конкретних оселищ, завдяки гетерогенності середовища [10, 33, 142].

Про необхідність дослідження просторового розподілу угруповань ґрунтових організмів уперше було чітко сказано в 2000 році в м. Чеські Будейовіці на відкритті XIII міжнародного колоквіуму по ґрунтовій зоології. Проблема вивчення просторової та часової динаміки педобіоти була поставлена на перше місце серед пріоритетних завдань в ґрунтовій екології [183].

Актуальність теми. Пріоритетними завданнями сучасної екології є вивчення факторів, що обумовлюють просторову диференціацію біорізноманіття, встановлення особливостей формування угруповань живих організмів у різних умовах, а також визначення їхньої стійкості до антропогенних порушень середовища. Пізнання механізмів взаємодії угруповань ґрунтових тварин із середовищем існування має не тільки теоретичне значення для екології, але й практичну цінність для збереження біорізноманіття і раціонального природокористування [93, 158]. Вивчення просторової диференціації населення ґрунтових тварин має важливе значення для оцінки ґрунтових біоресурсів, розвитку агроекології, розуміння процесів функціонування і забруднення ґрунту, а також охорони біорізноманіття ґрунтів [93].

Система біомоніторингу ґрунтового середовища досі не розроблена на достатньому рівні. Для охорони природи та використання практичних методів відтворення біорізноманіття важливо зрозуміти, до яких наслідків може призвести та чи інша форма впливу людини на середовище. Відповідь на ці питання можуть дати біоіндикаційні дослідження, що дозволяють оцінити біологічні наслідки антропогенної зміни середовища. Існуючі сьогодні фізико-хімічні методи індикації можуть вказати на якісні та кількісні особливості дії конкретного екологічного фактора, але лише опосередковано дозволяють говорити про його біологічний ефект [9, 80]. Крім того, поки-що не розроблено єдиних, стандартизованих методів для ефективного біомоніторингу якості ґрунтів в Україні.

Біоіндикація впливу антропогенних факторів на ґрунт – це визначення біологічно й екологічно вагомих антропогенних навантажень на основі реакцій різних організмів і їх угруповань [24, 69]. В таких дослідженнях безхребетні тварини краще відображають ґрунтові умови ніж рослини, оскільки останні демонструють певну інерцію по відношенню до антропогенних факторів.

Територія Закарпатської низовини є зручним модельним регіоном для вивчення взаємозв'язків між ступенем гетерогенності середовища та біотопною диференціацією різноманіття педобіоти. Тут панують традиційні методи землекористування (дрібні господарства й сільгоспугіддя), що значно посилює фрагментацію середовища та просторову диференціацію тваринного населення. Основні зміни середовища в цій частині Закарпаття пов'язані з активною розбудовою населених пунктів, гідромеліоративними заходами в долинах річок, а також лісовідновленням на вулканічних горбах та сільськогосподарських землях. Значна фрагментація природного середовища на Закарпатській низовині породжує багато невирішених проблем, які стосуються збереження та відтворення біотичного різноманіття.

Одним із важливих компонентів ґрунтових екосистем є ногохвістки або колемболи (*Collembola*), яких спеціалісти сьогодні розглядають у ранзі класу. Угруповання колембол є прикладом інформативної біосистеми, що представляє

значний інтерес як модельний об'єкт для зооіндикації з кількох причин: 1) дані польових обліків мають велику інформативність, завдяки високому таксономічному й екологічному різноманіттю групи, 2) більшість видів стійкі до антропогенних порушень, що дозволяє їм населяти широкий спектр біотопів, 3) таксон чутливий до основних екологічних факторів середовища і може бути облікований кількісними методами протягом цілого року [42, 53, 73]. Отже, колембол можна розглядати як інформативний модельний об'єкт для вивчення якості ґрунтового середовища.

Недостатня вивченість причин просторової диференціації різноманіття колембол, а також необхідність розроблення методів біоіндикації ґрунтів зумовили обрання теми даної дисертаційної роботи.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами й темами. Робота виконувалась в рамках двох планових держбюджетних тем Державного природознавчого музею НАН України (ДПМ НАНУ) "Філетична і типологічна організація розмаїття окремих груп біоти на території України", № держреєстрації 0106U002480 (2006-2010 рр.) і "Еволюція та хорологія різноманіття модельних груп флори і фауни України", № держреєстрації 0111U002181 (2011-2015 рр.).

Мета і завдання дослідження. Мета роботи – встановити особливості біотопної диференціації угруповань колембол Закарпатської низовини та оцінити їхнє індикаторне значення для екомоніторингу ґрунтів.

Для досягнення поставленої мети сформульовано такі основні завдання:

1. Узагальнити дані щодо таксономічного та екологічного різноманіття угруповань колембол дослідженого регіону.
2. Виявити особливості диференціації населення колембол в едафо-фітоценотичних рядах біотопів Закарпатської низовини.
3. Описати закономірності перебудови угруповань колембол у градієнтах природних і антропогенних факторів.
4. Встановити випадки інтродукції та синантропізації видів колембол дослідженого регіону.

5. Розробити підходи для використання колембол у якості біоіндикаторних тест-систем для екологічного моніторингу ґрунтового середовища та охорони біорізноманіття ґрунту.

Об'єкт дослідження – угруповання колембол Закарпатської низовини.

Предмет дослідження – біотопна специфіка екологічної структури та індикаторне значення населення колембол.

Методи дослідження. Збирання та опрацювання матеріалу проводили відповідно до загальноприйнятих у ґрунтовій зоології методик [68, 81]. Статистичний аналіз матеріалу виконували за допомогою програм Statistica 7 (StatSoft, Inc., 1997) і Past, доступної через мережу інтернет [189]. Оцінка параметрів різноманіття колембол відбувалася згідно методичних підходів, описаних Е. Мегарран [207], а біотопної приуроченості – згідно Ю.А. Песенко [91].

У випадку опису просторових змін населення колембол використовували процедури кластерного та ординаційного аналізу. Дисертаційна робота базується на власних дослідженнях, проведених протягом вегетаційного періоду 2008–2010 років та аналітичному узагальненні наявних літературних даних.

Наукова новизна одержаних результатів. Уперше досліджено просторову диференціацію населення колембол Закарпатської низовини, описано специфіку структурної організації їхніх угруповань в основних типах природних та урбанізованих біотопів регіону. Встановлено закономірності перебудови досліджених угруповань у градієнті урбанізації середовища та під впливом гідромеліорації заплавної луки. Уперше оцінено екологічний стан ґрунту в урбанізованих біотопах міст Ужгорода і Виноградів, запропоновано 8 біомаркерів для оцінки екологічної якості ґрунтів із використанням колембол, а також обґрунтовано інтродукцію і синантропізацію для 12 видів цих тварин Закарпаття. Запропоновано 8 раритетних категорій фауни для оцінки природоохоронної цінності ґрунтової біоти в конкретних біотопах, а також 31 індикаторний вид колембол для оцінки раритетності їхніх угруповань. Описано

два нових для науки види колембол (*Neonaphorura zakarpatica* Kaprus' et Goblyk, 2015, *Neonaphorura graffi* Kaprus' et Goblyk, 2015) і встановлено 4 види, які є новими для фауни України (*Deuteraforura frassassii* Fanciulli, 1999, *Mesaphorura simoni* Jordana et Arbea, 1994, *Pseudosinella noseki* Rusek, 1985, *Jevania weinerae* Rusek, 1978).

Практичне значення одержаних результатів. Проведені зооіндикаційні дослідження мають практичну цінність для розроблення ефективних методів моніторингу екологічного стану ґрунтового середовища на заході України, зокрема, оцінки екологічної якості ґрунтів Закарпатської низовини з використанням колембол. Вони можуть бути використані для оптимізації існуючої природоохоронної мережі дослідженого регіону при виділенні «ключових зоологічних територій» і репрезентативних та унікальних ділянок ґрунтового покриву. Фауністичні дослідження ногохвісток на Чорній горі біля м. Виноградова лягли в основу «Літопису природи» Карпатського біосферного заповідника. Результати роботи використані для доповнення еталонної колекції цих безхребетних тварин у фондах ДПМ НАНУ. Проведена таксономічна ревізія колембол з роду *Neonaphorura* Bagnall, 1936 дозволила створити ключ для визначення усіх відомих видів у межах Голарктики. Узагальнюючі матеріали, отримані за результатами виконання роботи, були використані в педагогічній роботі під час викладання в УжНУ навчальних дисциплін «Основи екології» та «Загальна ентомологія».

Особистий внесок здобувача. Дисертація є результатом самостійного дослідження автора, який концептуально обґрунтував теоретичні положення роботи, розробив план виконання конкретних етапів, зібрав та ідентифікував польовий і колекційний матеріал, провів статистичний аналіз первинних даних, а також узагальнив отримані результати. Близько 10 % опрацьованого матеріалу складала колекція колембол ДПМ НАНУ, яка зібрана на Закарпатті І.Я. Капрусем. Визначення матеріалу колембол проведені атором на 70 % самостійно, решта 30 % за участю наукового керівника. Особистий внесок автора в публікаціях із співавторством становить від 50 до 70 %.

Апробація результатів дисертації. Основні положення і результати досліджень оприлюднені на різних наукових форумах: науковій конференції Українського ентомологічного товариства (м. Київ, 2013), Ужгородських ентомологічних читаннях (м. Ужгород, 2012, 2013, 2014), семінарах Львівської ентомологічної школи (сmt. Івано-Франкове, 2013, 2014), конференції присвяченій 100-річчю від дня народження професора В.І. Здуна (м. Львів, 2008), міжнародній науковій конференції «Проблеми вивчення еволюції та хорології таксономічного різноманіття біоти» (м. Львів, 2011), а також регіональній науково-практичній конференції «Охорона та раціональне використання ресурсів Українських Карпат» (Ужгород, 2008 р.).

Публікації. За матеріалами дисертаційної роботи опубліковано 10 наукових праць, у тому числі 5 статей у наукових фахових виданнях, 5 – тез і матеріалів доповідей на конференціях.

РОЗДІЛ 1

КОЛЕМБОЛИ ЯК ОБ'ЄКТ ЕКОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ В УКРАЇНІ

Представників класу колембол або ногохвісток (*Collembola*), разом із кліщами (мезостигматичними, орібатидними, тромбідіформними), диплуроами, протурами, сімфілами, та ін., об'єднують у збірну екологічну групу мікроартропод або дрібних ґрунтових членистоногих. Колемболи вже досить давно використовуються як науковий об'єкт екологічних досліджень. Для цього є кілька причин: 1) повсюдна та круглорічна присутність у природі, 2) доступність обліку кількісними методами досліджень та легкість біологічної інтерпретації отриманих даних, 3) високе таксономічне й екологічне різноманіття угруповань, 4) швидка реакція їхніх угруповань на зміни екологічного режиму едафотопу, завдяки полівольтинності популяцій, а також 5) задовільний рівень вивченості регіональних фаун у Європі [42, 53, 73].

Першу вагому екологічну працю про колембол в Україні написав М. Ксенеман [204]. Вона була присвячена еколого-фауністичному вивченню колембол у лісах і на субальпійських луках резервату "Піп Іван" у Мармарошських горах на Закарпатті. Аналізуючи дані про чисельність угруповань, частоту трапляння у поробах і біотопний розподіл видів ногохвісток, він прийшов до висновку, що інформація про фауну і структуру населення цих мікроартропод є важливою для визначення корисних у господарському значенні функцій ґрунтів. Це дозволяє вважати його піонером зооіндикаційного напрямку досліджень у ґрунтовій екології.

Однак, незважаючи на появу цієї роботи М. Ксенемана, в наступні 30 років екологічні дослідження колембол в Україні практично не розвивались. Вчені надавали перевагу таксономічному та фауністичному напрямкам дослідження даної групи педобіонтів. І лише на початку 70-х років ХХ століття, завдяки діяльності вчених із Інституту зоології АН УРСР у м. Києві й Державного природознавчого музею АН УРСР у м. Львові, відновлюються екологічні дослідження колембол на території України. Важливим осередком екологічних

досліджень ґрунтової фауни нашої держави стає Державний природознавчий музей АН УРСР у Львові, де починає працювати група ґрунтових зоологів.

У цей час спеціалісти переважно збирають екологічну інформацію про цих мікроартропод у західній і центральній частинах України. Зокрема, вона стосується вивчення таких синекологічних параметрів угруповань, як загальна чисельність, видове багатство, структура домінування і спектри життєвих форм, біотопний розподіл видів і ін. Крім того, популярними в львівських колембологів стають стаціонарні дослідження ногохвісток у Карпатах, які дозволяють отримати важливу інформацію про часові й просторові зміни параметрів різноманіття цих безхребетних.

Крім українських вчених на території нашої держави починають працювати й спеціалісти з інших країн, зокрема Чехії, Словаччини, Польщі і Росії. Вони публікують ряд цікавих екологічних праць по вивченню ногохвісток. Зокрема, у 1973 році чехом Й. Носеком і росіянкою С.О. Висоцькою [208] була опублікована узагальнююча екологічна праця по вивченню колембол у гніздах дрібних ссавців Українських Карпат і Закарпатської рівнини. Згадана вище праця стосувалася результатів дослідження таксономічного складу, чисельності, набору домінантних видів і висотного розподілу угруповань ногохвісток, що пов'язані з гніздами дрібних ссавців. В праці Й. Носека і С.О. Висоцької [208] було вперше наведено аутекологічну інформацію стосовно 152 видів цих мікроартропод. Серед домінуючих видів виділені дві групи: 1 – стенотопні форми, які переважали в невеликій кількості гнізд та 2 – еврибіонтні форми, які домінували у більшості гнізд. Проведено також загальний аналіз населення колембол у хвойних і мішаних лісах, а також на полонинах і передгірних луках.

В цей самий час було опубліковано результати еколого-фауністичних досліджень ногохвісток, проведених російськими вченими Є.Ф. Мартиноюю і В.Е. Склярком [78] у гніздах дрібних ссавців на території Приазовського степу (Український природний степовий заповідник). Ця робота була піонерним дослідженням екології колембол в умовах українського степу. В гніздах

дрібних ссавців автори виявили 49 видів цих безхребетних, що належать до семи ареалогічних груп. Незважаючи на особливі екологічні умови, що склалися у гніздах, відмічено низьку специфічність дослідженої фауни. Встановлено, що більшість видів є еврибіонтними, що мають широкі географічні ареали. Автори надали інформацію про чисельність і таксономічну структуру досліджених комплексів, домінантні види, розподіл колембол по гніздах різних видів гризунів, а також фауністичні відмінності комплексів цілинних і окультурених біотопів степової зони.

В 70-80-ті роки ХХ ст. у львівському центрі ґрунтово-зоологічних досліджень проведено комплексне вивчення окремих груп педобіоти Українських Карпат і Волино-Поділля. Вагомий внесок у вивчення синекології та фауни колембол цих регіонів зробили Є.В. Шапошникова [153, 154], Д.Т. Климовська і Є.В. Рукавець [66] та І.Я. Капрусь [37, 39, 40, 42, 194, 195] та ін. У цих публікаціях, наведено дані про аутекологічні особливості виявлених видів, їх географічне поширення, а також структурні параметри досліджених угруповань.

На окрему увагу заслуговують дві монографічні праці львівських науковців «Почвенные членистоногие Украинских Карпат» [106] і «Экология и фауна почвенных беспозвоночных Западного Волино-Подолья» [137], в яких містяться окремі розділи, що присвячені результатам вивчення ногохвісток. Зокрема, І.Я. Капрусь узагальнив результати багаторічних досліджень фауни і населення ногохвісток Волино-Поділля [43, 44, 138, 194]. На підставі проведеного ним аналізу літературних і власних даних, встановлено 219 видів колембол, з них для 198 наведена загальна інформація про біотопний розподіл, а також поширення як в Україні, так і в світі. Крім того, висвітлено історію формування регіональних колемболофаун Карпат і Поділля, оцінено співвідношення зоогеографічних елементів у складі фауни Волино-Поділля, а також зміни угруповань ногохвісток у сукцесійному ряду ліс – болото.

Д.Т. Климовська і Є.В. Рукавець [66] узагальнили матеріали по дослідженню чисельності угруповань, географічного поширення та біотопної

приуроченості 54 видів ногохвісток в Українських Карпатах. Наведено дані про домінуючі види для досліджених фітоценозів, а також вертикальний розподіл колембол у карпатському регіоні.

В Київському центрі колембологічних досліджень, починаючи з 80-х років, основну увагу було зосереджено на вивченні фауни та екології цих мікроартропод в умовах українського лісостепу (переважно Придніпровська височина). В результаті еколого-фауністичних досліджень М.В. Таращук [118-125] на території правобережного сектору лісостепової зони було виявлено 122 види і 22 форми ногохвісток з 15 родин. Цей автор виділяє зональний лісостеповий комплекс колембол, який включає 10 видів. Представники його одночасно приурочені як до лісових, так і степових біотопів лісостепу.

Висловлено припущення, що таксономічна структура фауни характеризується не стійким співвідношенням видового багатства у двох домінуючих родин Entomobryidae і Isotomidae. Цю особливість комплексу охарактеризовано як "аридно-гумідні фауністичні терези" лісостепу. Важливе досягнення робіт М.В. Таращук - оцінка меридіальних змін таксономічної структури колембол на території євразійського лісостепу, а також одна із перших спроб оцінити біотопну диференціацію цих безхребетних на основі сучасних методів статистики [118-125].

Тривалий час вивчення колембол Українського Полісся залишалося поза увагою вчених. Однак, починаючи з 2000-х років, у спеціалістів колембологів з'явився інтерес до вивчення цієї групи мікроартропод даного регіону. Інформація про видовий склад, вертикальний розподіл і сезонну динаміку щільності угруповань ногохвісток у лісах Київського Полісся були опубліковані О.В. Безкровною із співавторами [6-8, 126], а також про біотопний розподіл видів на Волинському Поліссі – І.Я. Капрусем [44].

Детальні дослідження угруповань колембол Західного Полісся розпочаті працівниками Державного природознавчого музею НАН України у Львові І.Я. Капрусем і Є.В. Рукавець у 2007 році. Ці автори дослідили основні типи зональних та інтразональних біотопів регіону. В результаті проведеної роботи

опубліковано низку фауністично-екологічних праць [102-105], серед яких одна підсумкова стосовно біотопної диференціації комплексів колембол [57].

За матеріалами проведених досліджень для Західного Полісся виявлено 129 видів ногохвісток, які разом із літературними даними збільшили список регіональної фауни до 169 видів. Встановлено, що фауна та структура угруповань колембол загалом подібні в межах всієї зони мішаних лісів Східної Європи. Описані регіональні варіанти таксономічної та екологічної структури населення ногохвісток, характерні для території Волинського Полісся. Проведено класифікацію екологічних груп колембол регіону на основі ієрархічного принципу з виділенням комплексів, груп і підгруп.

Досліджено ногохвісток болотних біотопів Волинського Полісся [105]. Проведені дослідження суттєво збагатили західнополіську фауну колембол. Загалом виявлено 32 види, раніше не зареєстрованих у цьому регіоні. Важливою особливістю угруповань колембол є домінування за видовим багатством і чисельністю родини *Isotomidae*. Це свідчить про деякі риси подібності між дослідженою болотною фауною західної частини Поліської низовини, що розташована в зоні мішаних лісів, та фауною “ізотомоїдного” типу, яка властива регіональним фаунам північних широт Палеарктики. Проаналізовано такі показники ценоасамблей колембол, як видовий склад, чисельність, структура домінування, спектри біотопних груп, польових гігро-преферендумів, життєвих форм. Фауна ногохвісток оліготрофних боліт вирізняється значним видовим різноманіттям, яке становить 89% від загального видового багатства *Collembola* болотних оселищ. Встановлено, що регіонально специфічними домінантами є північно-європейські та борео-монтанні види [105].

Поглиблене вивчення фауни та синекології ногохвісток степової зони України було розпочато у 90-ті роки працівниками Донецького національного університету. Ними досліджено різні ділянки степу і мезофільних лук [109-114], екстразональні екосистеми представлені байрачними дубовими

лісами [13-16, 174], а також інтразональні біотопи у річкових заплавах і на схилах горбів [3, 174].

В зональних степових угрупованнях О.В Старостенко [109-114] виявила загалом 87 видів ногохвісток. Серед них встановлено 23 види, пов'язані виключно з степовими біотопами. Для лучних екосистем, що сформовані в більш зволжених елементах рельєфу, наведено 50 видів, для петрофітних ділянок степу в найсухіших місцях – 41 і для мезофітних лісових біотопів – 55. Ці дослідження значно розширили уявлення про біотопну диференціацію населення колембол українського степу та структурні особливості їх угруповань.

За результатами вивчення населення колембол в екстра- та інтразональних лісах на території північностепової підзони, І.В. Бондаренко і Н.Г. Сандул [13-16, 174] встановили 115 видів. З'ясовано, що особливістю угруповань байрачних дібров є чисельне переважання лісових і еврибіонтних форм, високий рівень агрегованості комплексів, а також домінування представників різних екологічних груп.

У лісовому чорноземі під байрачним лісом Східної України досліджено вертикальний розподіл ногохвісток І.П. Второвим [18]. В ґрунтових пробах автор виявив 25 видів колембол, узагальнив інформацію про розподіл чисельності цих тварин у ґрунтовому профілі до глибини 110 см, а також спектр життєвих форм і структуру домінування комплексу. На основі проведених досліджень він зробив висновок про високу подібність ґрунтової фауни байрачних чорноземів і темно-сірих лісових ґрунтів.

Біотопну диференціацію населення колембол сухостепової підзони України дослідив І.Я. Капрусь [52]. Він встановив, що характерною особливістю екологічної структури асамблей колембол сухостепової підзони є висока диференційованість населення як на рівні окремих мікрооселищ так і біотопів. 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. В результаті аналізу ценотичного розподілу 113 видів колембол на ландшафтному профілі проведена їх екологічна класифікація із виділенням комплексів, груп і підгруп.

В останній час активно проводяться роботи по вивченню ногохвісток зони широколистяних лісів України. Перші результати проведених досліджень вже опубліковано [53, 62, 79]. На основі критичного вивчення існуючого матеріалу та проведення додаткових еколого-фауністичних досліджень колембол встановлено, що зону широколистяних лісів України населяє не менше ніж 303 види з 104 родів і 19 родин. Найпоширенішими домінантними видами на дослідженій території є *Parisotoma notabilis*, *Isotomiella minor*, *Folsomia manolachei*, *Folsomia quadrioculata*, *Pseudosinella horaki* і *Sphaeridia pumilis*, які входять до складу більшості досліджених варіантів біотопів як домінанти або субдомінанти. Аналіз співвідношення різних груп видів за польовим гігропреферендумом показав, що у фауні широколистянолісової зони переважають комплекси мезофільних і ксерорезистентних ногохвісток, до яких сумарно входить близько 56 % видів. В зональних лісах 57 % загального різноманіття колембол належить лісовим таксонам. Незважаючи на це, облігатно пов'язаних з плакорними лісами колембол не виявлено.

Колебололи використовувалися як об'єкт екологічних досліджень і в гірських регіонах України. В останні роки опубліковано кілька узагальнюючих праць по вивченню угруповань ногохвісток в Українських Карпатах [40, 47, 53, 54, 55] і Кримських горах [47, 53, 55, 58]. В результаті багаторічних досліджень в Українських Карпатах виявлено 303, а в Кримських горах 208 видів колембол, серед яких 117 монтанних і субмонтанних таксонів та 47 ендемічних гірських форм.

Встановлено, що більшість видів ногохвісток за висотним поширенням у досліджених гірських регіонах є евригіпсними, тобто здатними населяти увесь

діапазон висотних умов від передгір'я до високогір'я. Однак, за висотно-поясним розподілом значну частину видів можна розглядати як стеногіпсні, що приурочені до певних екологічних умов на вертикальному градієнті. Гірські комплекси колембол добре відображають особливості екологічного режиму едафотопів у різних висотних поясах рослинності. Виділено чотири типи розподілу видів за вертикальним вектором, які відповідають висотній поясності досліджених регіонів: гіпермонтанний, мезомонтанний, гіпомонтанний і евригіпсний [53, 54].

Незважаючи на значну кількість опублікованих робіт за тематикою вивчення фауни та екології ногохвісток Закарпаття, більшість з них стосується гірської частини, де відмічено 216 видів. Вивченню колембол Закарпатської низовини, крім наших робіт, було присвячено лише кілька праць, які опубліковані за останні 15 років [31, 149-152]. Загалом, у цих публікаціях відмічено 134 види колембол із 61 роду і 15 родин. Основні дослідження проведені у заплавних і передгірних дібровах, а також в урбанізованому ландшафті.

Серед них найбільше наукове значення мають дослідження Ю.В. Цалана [149-152], які стосуються вивчення антропогенних змін населення колембол у заплавних лісах Закарпаття. Цей автор описав зміни структурної організації заплавно-лісових угруповань колембол під впливом осушувальної меліорації та вирубування. Він також встановив, що фактор вологості має сильніший вплив на населення ногохвісток, ніж різні форми лісогосподарських заходів. Моделі середовища, що побудовані на основі методів ординаційного аналізу досліджених угруповань показали, що осушувальна меліорація може пояснити зміни синекологічної структури угруповань на 41 %, тоді як лісогосподарські заходи, пов'язані з вирубуванням і лісовідновленням, всього на 4 %.

Крім того, завдяки проведеному моделюванню було виділено два види колембол (*Folsomia quadrioculata*, *Isotomiella minor*), які є індикаторами екологічного стану едафотопу в періодично затоплюваних лісових біотопах, та п'ять видів (*Folsomia penicula*, *Folsomia manolachei*, *Pseudosinella horaki*,

Parisotoma notabilis, *Tomocerus minutus*) – індикаторами в гідромеліорованих варіантах дубового лісу [152].

Однак, більшість праць, стосовно вивчення ногохвісток Закарпатської низовини, було опубліковано нами в процесі виконання дисертаційної роботи [25-29, 56, 196]. Результати цих досліджень висвітлено в даному рукописі дисертації.

У 90-х роках починає формуватися біоіндикаційний напрям у дослідженнях ногохвісток в Україні. Спеціалісти намагаються оцінити чутливість різних параметрів структурної організації даної групи мікроартропод до антропогенних порушень середовища. З цією метою проведено дослідження таксономічного складу і динаміки населення ногохвісток під впливом антропогенної заміни лісів у Карпатах [39, 42, 195], у процесі первинного ґрунтоутворення на відвалах вугільних шахт [132], в ході рекультивациі відвалів бурого вугілля [1, 7, 65, 128], а також під впливом різних способів землекористування [131].

Цими дослідженнями було виявлено конкретні показники синекологічної структури угруповань колембол, які чутливі до впливу антропогенних факторів і запропоновано їх до використання у системі регіонального моніторингу ґрунтових екосистем. Зокрема, такими індикаційними маркерами угруповань ногохвісток можуть бути чисельність, видовий склад, набір домінантних видів і структура домінування, спектри екологічних груп і життєвих форм, а також індекси різноманіття [42, 152, 166]. Вказані показники можна успішно використовувати для зооіндикації стану едафотопу під впливом різних екологічних факторів.

Значна частина робіт присвячена вивченню угруповань ногохвісток в урбаногенних ландшафтах, а також на техногенних відвалах материнських порід. Найбільший інтерес науковців викликали дослідження міських угруповань колембол Львова [38, 159-168, 194] Ужгорода [31, 29], Кам'янця-Подільського [49, 172] і Кривого Рогу [130].

Основні висновки таких досліджень наступні: 1) урбофауна ногохвісток є багатою і таксономічно різноманітною; 2) за походженням вона має змішаний характер, тобто формується як на основі місцевого так і привнесеного таксономічного матеріалу; 3) комплекси колембол швидко реагують на зміни середовища шляхом перебудови структури угруповань, 4) в екологічній структурі дослідженої урбофауни збільшується представленість рудеральних, компостних і синантропних видів і відповідно зменшується – лісових, лучних і степових форм, порівняно з природними її варіантами; 5) під впливом урбаногенних змін середовища спостерігається різке зростання рівня домінування окремих видів, 6) у дигресивному ряді досліджених урботопів зменшуються показники різноманіття і загальної чисельності угруповань та збільшуються рівень монодомінантності.

Дещо менше публікацій присвячено характеристиці угруповань колембол у техногенно змінених ландшафтах України [1, 65, 132, 169]. Проведеними дослідженнями встановлено, що в техногенних ґрунтах формується таксономічно збіднена фауна ногохвісток із низькою чисельністю населення, високим рівнем домінування окремих видів та збільшеною часткою поверхневих біоморф.

Ціла низка робіт стосується результатів еколого-фауністичного вивчення колембол на еталонних заповідних територіях. Зокрема, досліджено фауну, екологію і біотопну диференціацію ногохвісток у лісах Карпатського біосферного заповідника [40, 41], Ялтинського гірського заповідника [58], Природного заповідника «Мис Мартьян» [55], Національного природного парку «Українські Beskidi» [195], Природних заповідників «Розточчя» [44, 60, 194] і «Медобори» [43], «Кам'яні Могили» [110, 174] і «Хомутовський степ» [111, 112], Луганського природного заповідника [13, 14, 113, 174], а також Ужанського національного парку [197].

В останні роки спостерігається тенденція до публікування вагомих узагальнень за результатами вивчення фауни й екології колембол в Україні. Зокрема, однією з перших таких узагальнюючих праць був «Каталог колембол

(Collembola) і протур (Protura) України“ [61]. У цій підсумковій роботі наведені літературні та оригінальні матеріали щодо видового складу, таксономічної системи, аутокології, географічного поширення, синонімії та бібліографії колембол. В каталозі узагальнено інформацію про 467 видів ногохвісток, які належать до 129 родів і 19 родин. Наведено перелік 155 бібліографічних джерел, які присвячені вивченню цих мікроартропод в Україні за 150-річний період.

Наступна підсумкова праця, що стосується результатів вивчення фауни та екології колембол, опублікована у вигляді колективної монографії «Ногохвістки (Collembola) у ландшафтах України» [129]. В ній представлено інформацію про особливості фауни, структури та динаміки угруповань ногохвісток рівнинних ландшафтів Полісся, Лісостепу і Степу. Наведено опис та порівняльний аналіз фауністичних і синекологічних показників угруповань у зональних, екстра- та інтразональних ландшафтах. Крім цього, наведено детальні дані про особливості біотопної диференціації видів ногохвісток на територіях досліджених широтних зон України.

Вагоме узагальнення даних щодо еколого-фауністичного вивчення колембол України проведено також І.Я Капрусем. В серії своїх підсумкових публікацій [47-54] і дисертаційній роботі [53] цей автор представив інформацію про біотопний, ландшафтно-зональний і висотно-поясний розподіл 574 видів ногохвісток. Він описав макрогеографічні тренди таксономічного різноманіття ногохвісток і їх залежність від географічних, кліматичних і історичних факторів; запропонував оригінальну класифікацію регіональних колемболофаун Євразії; обґрунтував виділення сімох типів широтного і чотирьох типів висотно-поясного розподілу видів, а також ієрархічну схему класифікації цих мікроартропод з виділенням комплексів видів за гігропреферендумом та біотопних груп видів.

Таким чином, зібрані наукові дані та проведені узагальнення наявної інформації про колембол, дозволяють успішно використовувати дану групу організмів у якості наукової моделі для вирішення теоретичних і прикладних

проблем екології. Однак, різні регіони України нерівномірно охоплені екологічними дослідженнями колембол. Вивченню фауни та екології колембол Закарпатської низовини, крім робіт автора, присвячено лише кілька робіт, опублікованих за останні 15 років. Тому, актуальними завданнями ґрунтово-зоологічних досліджень залишаються вивчення фауни, синекології та індикаторного значення населення колембол Закарпатської низовини. Враховуючи унікальність та різноманітність ландшафтів на цій території, вона може слугувати зручним полігоном для дослідження просторової диференціації різноманіття ґрунтових ногохвісток.

РОЗДІЛ 2

ПРИРОДНІ УМОВИ ЗАКАРПАТСЬКОЇ НИЗОВИНИ

2.1. Фізико-географічні умови

Закарпатська низовина є північно-східною окраїною Середньодунайської низовини, що глибоко вклинюється в Карпатську дугу. З півночі та північного сходу Закарпатську низовину оточують південні відроги внутрішнього Вигорлат-Гутинського вулканічного хребта. На заході її продовженням є Східнославацька низовина, а на сході вона обмежена Хустськими воротами – місцем, де р. Тиса, розмиваючи Вулканічний хребет, виходить на рівнину.

Ландшафти цієї території зазнали найбільших антропогенних змін серед регіонів Західної України. Лісистість тут досягає всього 10-15%, а розораність становить понад 50%, пасовища і вигони займають 16%, сіножаті близько 10%, а сади і городи – 3,5% [76].

Геоморфологія і геологія. За характером рельєфу Закарпатська низовина є плоскою, дещо нахиленою в південно-західному напрямку. Над її поверхнею підносяться острівні куполоподібні пагорби з абсолютними висотами близько 200 – 560 м н. р. м. та невеликі хребти, що утворюють так зване вулканічне горбогір'я [96, 99]. До складу горбогір'я входять Берегівські, Мукачівські, Мужіївські та Бийганські горби, Холмецька й Косинська Гора, Юлівські Гори, Шаланківський Гелмец та найвища на Закарпатській низовині Чорна Гора (568 м н. р. м.). Абсолютна висота низовини в пригірській частині складає до 120 м н. р. м., а в районі міста Чоп – 105 м н. р. м.

Геоморфологічно Закарпатська низовина знаходиться в зоні Закарпатського внутрішнього прогину [96]. В його межах чітко виділяються дві великі депресії, що розділені поперечним розломом: Мукачівська та Солотвинська западини. Мукачівська западина утворена міоценовими та четвертинними відкладами. Солотвинська морфоструктура відповідає тектонічній западині, виповненій міоценовими моласами, що зібрані в широкі

пологі антиклінальні та синклінальні брахіскладки. Наймолодшою геоморфологічною структурою, що накладена на Закарпатський прогин і сформована в епоху паннону в пліоцені, є вулканічне горбогір'я разом із Вигорлат-Гутинською грядою, для яких характерний вулканічний рельєф. Горбогір'я та гряда складені переважно андезитами, андезито-базальтами та базальтами, а також їхніми туфами [99].

В геологічному відношенні Закарпатська низовина створена відносно молодими (голоценовими) надзаплавними терасами р. Тиса та її основних приток (річки Уж, Латориця, Боржава, Іршава), які складені галечниками, що перемішуються з піщано-суглинистими та суглинистими алювіальними відкладами різної потужності. Вулканічне горбогір'я збудоване магматичними, ефузивними породами, що підстелені туфами [64, 99]. Ці породи представлені андезитами, трахітами, андезитовими туфами, ліпаритами та андезито-базальтами.

Внаслідок рівнинності, незначного нахилу поверхні та через пологість долин річок на території Закарпатської низовини утруднений поверхневий стік води. Високий рівень ґрунтових вод і суглинковий або навіть глинистий склад ґрунтів утруднюють проходження води вглибину, що спричиняє надмірне зволоження верхніх горизонтів ґрунту. Саме тому, в рівнинному рельєфі низовини виділяються незначні за площею заглиблення з характерними ознаками перезволоження і заболочення. В результаті тотальних, часто непродуманих, меліоративних заходів заболочені території переважно осушені та перетворені на низькоякісні, сільськогосподарські угіддя, які мало використовуються.

Клімат і гідрологія. Закарпатська низовина лежить в області помірного континентально-європейського клімату [64, 97]. Однак, захищеність території Карпатами з півночі та північного сходу суттєво корегує клімат регіону, пом'якшуючи температуру, впливаючи на розподіл опадів, а також розу вітрів. Відкритість Закарпатської низовини до рівнин Середньої Європи обумовлюють домінуючий вплив на ній атлантичних повітряних мас. Переважання морського

повітря із помірних широт, спричиняє на низовині клімат із достатнім зволоженням повітря (в середньому 75%), нежарким літом, м'якою зимою та теплою осінню.

Середньорічні температури в цьому регіоні відносно високі (приблизно від + 9 до + 10°C). Зокрема, середньомісячна температура найвища у липні-серпні (+20 – 21°C), а найнижча в січні (- 3°C). Зима м'яка, з частими відлигами, загальною тривалістю до двох місяців. Безморозний період триває в середньому 177 днів. Для Закарпатської низовини характерні ранньо-осінні та пізньо-весняні заморозки. Літо починається в першій декаді травня і триває в середньому 130 днів. Вегетаційний період з середньодобовою температурою вищою ніж + 5°C триває 230–240 днів, сума активних температур у середньому становить 3100-3200°C [64, 97].

Схили південних експозицій вулканічного горбогір'я виділяються дуже теплим мікрокліматом із найвищою у регіоні теплозабезпеченістю. Найтеплішими місцями в регіоні є південні схили Мужіївських горбів та Чорної Гори біля м. Виноградів, де суми активних температур досягають 3500-3650°C, а вегетаційний період у цих місцевостях продовжується до 280 днів [64].

Середньорічна кількість опадів на Закарпатській низовині складає 600 – 800 мм, з яких третина випадає в літні місяці (максимум у червні). Сніговий покрив нестійкий у зв'язку з частими відлигами у зимовий період. Глибина промерзання ґрунту в середньому досягає 50 см і рідко до 90 см С [97].

Головною водною артерією регіону є р. Тиса з основними притоками річок Боржави, Латориці та Ужа. Для річок загалом характерними є мінливість стоку, різкі та регулярні коливання рівня води, а також періодичні паводки. Дуже часто в весняний та літній сезони року понижені ділянки річкових русел заливаються поверхневими водами. Початок паводкових процесів найчастіше збігається з лютим місяцем. Протягом року на річках Закарпатської низовини буває від 3 до 8 паводків різної висоти. Незважаючи на значне зарегулювання річок (побудова дамб, випрямлення та каналізація русел), вони зберегли чимало первісних рис [64, 76].

Ґрунти. Ґрунтовий покрив Закарпатської низовини сформований різноманітними за генезою та морфологією ґрунтами, що утворені різним співвідношенням як ґрунтовірних процесів (буроземного, дернового підзолистого, алювіального), так і масштабного прояву процесу оглеєння. Таке поєднання умов ґрунтоутворення на теренах України відмічено лише на території Закарпатської низовини та є унікальним для нашої держави [19, 20, 88, 89, 100]. Він є відзеркаленням строкатості її геолого-геоморфологічної, гідрологічної та флористичної будови та формується із семи основних ґрунтових типів (алювіальні дернові, алювіальні лучно-буроземні, алювіальні болотні ґрунти, лучно-болотні, оторфовано-глейові, лучнувато-буроземні оглеєні, підзолисто-буроземні поверхнево оглеєні ґрунти) [88,89]. Їх фізико-хімічні властивості наведено в табл. 2.1.

Антропогенне освоєння території набуло значення домінуючого чинника сучасного ґрунтоутворення і здатне змінити його напрямок в заплаві. Ґрунти алювіального класу, які є генетичним детермінантом заплавної екосистеми і виконують функції збереження еволюційної інформації, катастрофічно скорочують свої площі, втрачають життєво необхідні властивості, а тому потребують суворої комплексної охорони. Серед ґрунтів Закарпатської низовини особливе місце належить алювіальним лучно-буроземним та лучнувато-буроземним оглеєним ґрунтам, які є унікальними для України і трапляються лише в цій її частині.

Ґрунти даного регіону сформувалися на давніх та сучасних алювіально-делювіальних відкладах. У заплавах річок переважають алювіальні лучно-буроземні та дерново-буроземні ґрунти з різним ступенем оглеєння. Локально поширені лучно-болотні та болотні ґрунти. На надзаплавних терасах, що не заливаються паводковими водами, поширені лучнувато-буроземні ґрунти. Останні домінують в ґрунтовому покриві Закарпатської низовини. В межиріччі Тиса – Латориця трапляються дерново-глейові, лучні опідзолено-глеєві та, рідше, лучні ґрунти [64, 100].

Табл. 2.1.

Властивості основних типів ґрунтів Закарпатської низовини (за Орлов, Вовк [89])

Індекс горизонту	Глибина дослідження	рН (KCl)	Н	С	V, %	Гумус, %	Груповий склад гумусу, % до С заг.			Гранулометричний склад		
			мг екв. на 100 г				ГК	ФК	ГМ	пісок 1-0,05	пил, 0,05-0,01	мул, < 0,01
Алювіальний дерновий насичений ґрунт												
Нр	2-8	6,8	0,4	16,8	98	2,4	35	28,7	36,3	45	37,2	17,8
Р	8-50	6,9	0,3	13,2	97,8	1,1	31	29,2	39,8	59,8	25	15,2
Алювіальний лучно-буроземний												
He(gl)	0-10	5,5	2,6	19,6	88,2	3,9	31,2	18,9	49,9	14,8	47,2	38
HEgl	10-21	5,3	2,5	19,2	88,4	3,2	43,2	6,6	50,8	14,3	46,7	39
EIgl	21-61	5,1	2,3	18,2	88,7	2,1	21,6	33,1	45,3	11,7	44	44,3
Pigl	61-90	4,2	5,4	26,6	83	2,2	36	34,8	29,2	12	29,2	58,8
Алювіальний лучно-болотний												
Hgl	0-17	4,0	10,5	16,3	60,8	5,2	38,6	28,1	33,3	5,0	27,8	67,2
Phgl	17-39	4,4	5,5	17,6	76,1	3,2	14,0	35,2	50,8	4,7	27,4	67,9
Pgl	39-96	4,8	3,2	18,7	85,4	2,2	9,3	49,5	41,2	6,4	32,2	61,4
Лучнувато-буроземний оглеєний												
He	0-13	3,7	7,5	13,7	64,8	6,4	39,9	27,9	32,2	30,2	40,6	29,2
Eh(gl)	13-27	3,7	8,5	12,8	60,0	2,2	37,7	30,7	31,6	29,4	43,0	27,6
IPgl	27-67	4,1	4,1	19,5	82,5	0,8	31,3	36,0	32,7	31,7	40,4	28,0
Pigl	67-80	4,9	1,5	20,2	93,2	0,3	30,3	36,6	33,1	10,8	58,4	30,8
Підзолисто-буроземний поверхнево оглеєний												
He	0-8	3,9	7,9	10,0	56,0	5,0	36,8	39,0	24,2	14,0	59,0	27,0
HEgl	8-29	4,1	9,6	6,4	40,0	1,6	25,8	35,5	38,7	14,1	53,5	32,4
Ihgl	29-62	3,8	5,8	6,0	50,9	1,0	17,2	41,4	41,4	8,6	57,3	34,1
Pigl	62-120	3,7	5,4	8,8	61,9	0,6	14,8	45,9	39,3	10,6	50,4	39,0
Лучно-болотний												
Hd(gl)	0-14	3,5	14,9	15,3	50,7	7,8	37,7	32,9	29,4	8,4	30,4	61,2
Hgl	14-27	3,8	10,0	24,3	70,9	4,2	27,9	34,6	37,5	9,6	34,4	56,0

Продовж. табл. 2.1

Phgl	27–55	4,5	3,4	28,4	89,3	1,4	19,8	40,9	39,3	5,0	36,2	58,8
gl	55–71	4,7	2,5	35,4	93,4	1,1	17,8	41,4	40,8	9,7	29,5	60,8
Оторфовано-глейовий												
Hг(gl)	0–8	3,6	22,8	14,8	39,3	16,4	20,7	28,1	51,2	11,6	20,0	68,4
Hpgl	8–14	4,1	9,3	12,9	58,2	8,0	14,7	36,9	48,4	10,1	20,3	69,6
Phgl	14–32	4,1	4,4	10,6	70,8	1,4	12,1	42,8	45,1	15,2	18,0	66,8
PGl	32–77	4,0	4,5	18,3	80,3	0,8	13,6	43,1	43,3	6,6	24,4	69,0

Примітка. рН (водне); Н – гідролітична кислотність; S – сума ввібраних основ; V – ступінь насичення основами; ГК – гумінові кислоти; ФК – фульвокислоти; ГМ – гумін; індекси генетичних горизонтів ґрунтів та їх назви: Н – гумусово-аккумулятивний; Hgl – гумусово-аккумулятивний оглесний; He – гумусовоаккумулятивний елювіюваний; He(gl) – гумусово-аккумулятивний елювіюваний з ознаками оглеєння; Hd(gl) – гумусовий дерновий з ознаками оглеєння; Hг(gl) – гумусовий оторфований з ознаками оглеєння; HEgl – гумусово-елювіальний оглесний; Нр – верхній перехідний до материнської породи; НР – перехідний до материнської породи; Phgl – нижній перехідний до материнської породи оглесний; Eh(gl) – елювіальний гумусований з ознаками оглеєння; EIgl – елювіально-ілювіальний оглесний; Ihgl – ілювіальний гумусований оглесний; IPgl – перехідний до материнської породи ілювіальний оглесний; Р – материнська порода; Pgl – материнська порода оглеєна; Pigl – материнська порода ілювіювана оглеєна; PGI – материнська порода глейова.

На схилах вулканічних горбів переважають підзолисті буроземні та бурі лісові ґрунти, розвинуті на щербенистому делювії та рідше – на елювії магматичних порід або на делювії вапняку. У місцях виходу на поверхню щільних материнських порід вулканічного походження можна знайти ділянки з неструктурованим ґрунтом у вигляді рухляку, що перемішаний з дрібноземом [64].

Підняття рівня ґрунтових вод на незатоплених ділянках Закарпатської низовини призводить до підтоплення ґрунтів. Ґрунтові води не спричиняють засолення ґрунту завдяки слабкій мінералізації, але стають причиною його оглеєння. Режим ґрунтових вод істотно відображається на формуванні та розподілі ґрунтово-рослинного покриву цієї низовини.

Рослинність. Теплий клімат, помірна кількість опадів, рівнинний рельєф, родючі ґрунти Закарпатської низовини є сприятливими для зростання бука лісового, дуба черешчатого та скельного, ясена, клена та інших видів деревних порід. В історичному минулому Закарпатська низовина була вкрита переважно лісами, серед яких домінували діброви і вільшняки, а також болотами. На сьогодні природні чи напівприродні ділянки рослинності збереглися тільки у вигляді невеликих острівців, як правило у заплавах річок і на вулканічних горбах. В той час вулканічне горбогір'я покривали діброви з дуба скельного, рідше дубово-букові та букові ліси, значні масиви яких ще залишилися на окремих горбах (Чорна Гора, Юлівські гори, Мужіївські горби) [64].

Унікальні ділянки рослинності збереглися на південних схилах деяких горбів. Це найпівнічніші в Центральній Європі локалітети розріджених ксеротермофільних дубняків, подібних на балканські шибляки, а також реліктові острівці паннонських лучних степів [64].

Ліси нині є панівним типом рослинності у долині р. Тиси. Їхня екологічна цінність зумовлюється тим, що переважно вони є осередками природної біорізноманітності й відіграють важливу природоохоронну роль у регіоні. Дуже теплі кліматичні умови сприяють розвитку широколистяних лісів. Однак через

значну антропогенну трансформацію долини їх угруповання збереглися на обмежених площах та представлені у різних її частинах нерівномірно [157].

Дубові ліси басейну р. Тиси є фітоценотично найрізноманітнішими, описано 19 їх асоціацій [157]. У частині долини р. Тиси, що межує з передгір'ям, найбільші площі займають фітоценози асоціацій *Quercetum (roboris) caricosum (brizoiditis)* та *Carpineto (betuli)—Quercetum (roboris) caricosum (brizoiditis)*. Раніше вони були панівними на Притисянській низовині [30]. Нині внаслідок меліорації їхні площі значно скоротилися, найчастіше вони трапляються в лісових урочищах Райфайнове, Острош, Лази. Ці асоціації сформувалися на кислих і надмірно кислих дерново-підзолистих ґрунтах на делювіальних і давньоалювіальних відкладах різного механічного складу [157].

У західній частині регіону (долина р. Латориці) сформувалися дубові ліси свидинові. Вони мають обмежений ареал, оскільки фітоценотичний оптимум *Swida sanguinea* знаходиться в умовах субатлантичного клімату на багатих свіжих та вологих ґрунтах у перехідній смузі між термофільними і мезофільними широколистяними лісами [156]. Вони займають знижені ділянки центральної частини заплави із дерновими опідзоленими ґрунтами, в якій сформувалися фітоценози асоціацій *Quercetum (roboris) swidoso (sanguineae)-galiosum (odorati)*, *Q. swidoso (sanguineae)-aegopodiosum (podagrariae)*, *Q. swidoso (sanguineae)-rubosum (caesii)*, *Q. swidosum (sanguineae)*, *Acereto (campestris)-Quercetum (roboris) swidosum (sanguineae)*, *Fraxineto (exelsioris)-Quercetum (roboris) swidosum (sanguineae)* [156].

На незначних площах у Виноградівському та Берегівському районах трапляються ліси асоціацій *Carpineto (betulis)-Quercetum (roboris) galeobdolosum (lutei)*, *Carpineto (betulis)-Fraxineto (exelsioris)-Quercetum (roboris) galeobdolosum (lutei)*, *C.-F.-Q. hederosum (helicis)*. Острівним поширенням відзначаються також і скельнодубові ліси (*Querceta petraeae*). Їх фітоценофонд дещо бідніший у синтаксономічному відношенні, представлений 12-ма асоціаціями Вища залісненість характерна для прируслової частини заплави Тиси [157].

Заплавні ліси представлені фітоценозами формацій *Alneta glutinosae*, *Populeta nigrae*, *Saliceta albae*, *Saliceta fragilis* [157]. Серед біотопів заплавного комплексу варто виділити біотоп № Г2, чималі площі якого збереглися дотепер у заплаві низької течії р. Латориця [64]. Враховуючи повсюдне знищення таких лук у Європі під впливом гідромеліоративних заходів, існуючі ділянки на Закарпатті мають особливу природоохоронну цінність.

Вся територія Закарпатської низовини розміщена у лісовій зоні Європейської широколистяної області [96]. Тому, поширені тут луки є вторинними, оскільки вони виникли на місці вирубаних лісів і перелогів. Первинними природними луками можна вважати лише незначну частину заплачних лук низовини. На території Закарпатської низовини трапляються остепнені (сухі), справжні (мезофільні), болотисті (мокрі) та торф'яні луки [96].

Заплавні луки раніше були більш поширеними, зокрема на Чорному Мочарі біля м. Мукачеве, але після проведення меліоративних робіт у долинах річок Тиси, Боржави та Латориці їх площа істотно скоротилась. Остепнені (сухі) луки приурочені до найвищих місцеположень Чоп-Мукачівської низовини, які вийшли з-під заливання. Переважаючими формаціями є типчатники, остепнені лисохвостники, райграсники, угруповання тонконога вузьколистого.

Справжні мезофільні луки займають близько 60-75% всієї лучної площі, використовуються переважно як сіножаті, частково як пасовища. Поширені вони на заплачних терасах Тиси, Боржави, Ріки на дерново-глеєвих ґрунтах і представлені формаціями мітлиці звичайної, лисохвоста лучного, костриці лучної, пирію повзучого, тонконога болотного, мітлиці собачої, костриці червоної, трищетинника лучного. Продуктивність мезофільних лук 15-25 ц/га.

Болотисті луки приурочені до стариць та улоговин Боржави і Латориці. Найбільш поширені луки з переважанням осоки лисячої, стрункої та лепешняка водяного. Торф'яністі луки поширені на торфово-глейово-болотних ґрунтах, притерасних пониженнях. У травостой переважають щучка дерниста, молінія голуба, іноді мичка.

Загальну характеристику природних біотопів дослідженого регіону та складу домінуючої рослинності наведено в підрозділі 2.2 рукопису.

2.2 Основні види природних біотопів регіону та особливості їх поширення

В екології та екосистемології термін «біотоп» визначається як ділянка земної поверхні з однотипними абіотичними умовами (рельєфом, кліматом, ґрунтом, рН середовища та ін.), яку займає певний біоценоз [82, 11]. Поєднання біотопу і біоценозу становить біогеоценоз, або екосистему, в межах однотипного біоценозу. Найчастіше межі біогеоценозу визначають за певним рослинним угрупованням, яке формує основу його біоценозу.

В контексті оселищної концепції охорони біорізноманіття термін «біотоп» є синонімом терміну «оселище», тобто це однотипна природна, напівприродна чи антропогенна ділянка суходолу, в межах якої постійно або тимчасово живе певна сукупність живих організмів [90]. В такому трактуванні поняття «біотоп» очевидно є значно ширшим, ніж його традиційне розуміння в екології, оскільки певні типи біотопів (оселищ) можуть охоплювати низку доволі різноманітних біогеоценозів, які поєднані однією або кількома властивостями.

Починаючи з середини 90-х років концепція оселищної охорони біорізноманіття стає домінантною в системі охорони природи більшості країн Європи. У європейській природоохоронній практиці терміни «біотоп» і «оселище» використовуються як синоніми, або для визначення екологічного (біотоп) і територіального (оселище) рівнів охорони [90].

У працях, пов'язаних з формування оселищної концепції збереження біотичного і ландшафтного різноманіття, як базові критерії виділення відповідних типів оселищ фігурують, здебільшого, певні сукупності видів, що характерні для їхніх біотопів, або, частіше типи рослинних угруповань, які виділяють за сукупністю діагностичних або характерних видів (еколого-флористична класифікація рослинності) [90].

В результаті досліджень, проведених Р. Кішом, Є. Андриком і В. Мірутенко [64], на Закарпатській низовині виявлено біотопи 22 типів, внесені до Європейської Директиви «Біотопи». Серед ідентифікованих ними типів біотопів п'ять належать до прісноводних, один – до чагарникових помірної

зони, шість – до природних та напівприродних лук, три – до скельних та сім – до лісових (табл. 2.2).

Таблиця 2.2

Типи природних біотопів Закарпатської низовини

Код біотопу	Назва біотопу
<i>A - Прісноводні</i>	
A-1	Оліготрофні та мезотрофні водойми з рослинністю <i>Littorelletea uniflorae</i> та/або <i>Isoeto-Nanojuncetea</i>
A-2	Оліготрофні та мезотрофні водойми з бентосною рослинністю харових водоростей (<i>Chara</i> sp.)
A3	Природні евтрофні водойми з рослинністю <i>Magnopotamion</i> або <i>Hydrocharition</i>
A4	Низинні та гірські текучі води з угрупованнями <i>Ranunculion fluitantis</i> та <i>Calliricho-Batrachion</i>
A5	Намулисті та піщані обмілини берегів річок з рослинністю <i>Chenopodion rubri</i> р.р. та <i>Bidention</i> р.р.
<i>Б - Лісові</i>	
Б1	Букові ліси асоціації <i>Asperulo-Fagetum</i> . Підтип: середньо-європейські передгірно-ннзькогірні нейтрофільні букові ліси
Б2	Заплавні вербово-тополеві та вільхово-ясеневі ліси (<i>Alno-Padion</i> , <i>Alnion incanae</i> , <i>Salicion albae</i>)
Б3	Заплавні дубово-в'язово-ясеневі ліси (<i>Quercus robur</i> , <i>Ulmus minor</i> , <i>Ulmus laevis</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> або <i>Fraxinus angustifolia</i>)
Б4	Субпаннонські дубово-грабові ліси (<i>Quercus petraea</i> , <i>Carpinus betulus</i>)

Продовж. табл. 2.2

Б5	Паннонські ксеротермні дубові ліси (<i>Quercus pubescens</i>)
Б6	Євросибірські степові дубові ліси (<i>Quercus</i> spp.)
Б7	Вільхові заболочені ліси
<i>В - Чагарникові</i>	
В1	Ксеротермні субпаннонські чагарники
<i>Г – Природні та напівприродні лучні</i>	
Г1	Піонерна рослинність <i>Alyso-Sedion albi</i> на карбонатних або лужних субстратах
Г2	Напівприродні сухі злаково-різнотравні та чагарникові зарості на вапняковому субстраті (<i>Festuco-Brometalia</i>)
Г3	Субпаннонські лучні степи
Г4	Високотравні гігрофільні угруповання низовини
Г5	Заплавні луки річкових долин союзу <i>Cnidion venosi</i>
Г6	Низинні сінокісні луки (<i>Alopecurus pratensis. Sanguisorba officinalis</i>)
<i>Д - Скельні</i>	
Д1	Середньоєвропейські силікатні скельні осипи передгірного поясу
Д2	Силікатні скельні стіни з хазмофітною рослинністю
Д3	Силікатні скелі з піонерною рослинністю <i>Sedo-Scleranthion</i> та <i>Sedo albi-Veronicion dillenii</i>

Враховуючи високий рівень антропогенної трансформації Закарпатської низовини, всі вище вказані типи природних біотопів становлять особливу цінність. Основними місцями локалізації цих біотопів у дослідженому регіоні є вулканічні пагорби та заплави великих річок, де зосереджено основне

різноманіття природних біотопів Закарпаття. Важливими осередками концентрації біотопів є вулканічний масив Чорна Гора біля м. Виноградів, а також заплавний комплекс у пониззі р. Латориці біля м. Чопа, де виявлено по дев'ять типів природних біотопів. По вісім типів зафіксовано в заплаві та на приуслувих ділянках р. Тиса, а також у лісових урочищах «Оток» і «Нодь Ердо», що розташовані в заплаві р. Боржава; сім типів – на Юлівських горах, шість – Берегівських горбах вулканічного походження та на г. Ловачка біля м. Мукачево. Важливими осередками збереження природних біотопів є також лісові масиви рівнинної частини Закарпаття, що сформовані поза межами річкових заплав, рібники, ставки та меліоративні споруди (канали, дамби, водойми) [64].

Незважаючи на проведені на території Закарпаття великомасштабні меліоративні роботи (починаючи з 1923 р.), ґрунтове підтоплення все ж позначається на розподілі лісових біотопів у рельєфі. Знижені ділянки вкриті сирими та вологими відмінами дубових лісів, клейковільховими, біловербовими, ламковербовими, чорнотоплевими, а підвищені - грабовими, грабово-дубовими та свіжими дубовими лісами [157].

За кількістю виявлених осередків і їх площею, рідкісними для Закарпатської низовини вважають усі біотопи ксеротермних лучних, чагарникових та лісових угруповань, а також скельні біотопи з піонерною і хазмофітною рослинністю, що приурочені до схилів із південною експозицією [64]. В таких місцях вони збереглися у вигляді невеликих реліктових острівців. Тому, всі вони перебувають під загрозою зникнення і потребують правової охорони.

Найбільш рідкісними є водний біотоп № А4, що відомий лише з двох місцезнаходжень у регіоні, а також № А1, що спорадично трапляється на лівобережжі заплави р. Латориця (табл. 2.1). Обидва ці типи біотопів є дуже вразливими через високу чутливість до змін гідротермічного режиму, а також у зв'язку із трансформаційними процесами в річкових заплавах.

Особливої уваги заслуговує також біотоп заплавних дубово-в'язово-ясеневих лісів (ЖЗ), який в результаті антропогенних перетворень зберігся в Європі лише фрагментарно. Натомість, на Закарпатській низовині можна знайти ряд локалітетів цього біотопу в заплавах річок Латориця та Божава загальною площею понад 3000 га [64]. Вийняткову цінність мають лісові масиви дубово-в'язово-ясеневих лісів у віці понад 200 років, які можна вважати еквівалентами пралісових екосистем (квазіпралісів) та розглядати як еталонні ділянки даного типу біотопів у світі.

Умови зростання угруповань дубових лісів Закарпатської низовини відрізняються від таких на рівнині України. Ґрунти під ними бідніші на рухливі поживні елементи, а константні види травостою цих лісів споріднюють їх із дубовими лісами Передкарпаття. Угруповання такого складу є кліматичною формою лісів на важких суглинках рівнини Північно-Західної Європи [30].

Основним причинами антропогенних змін біотопів на Закарпатській низовині спеціалісти вважають сільськогосподарське освоєння земель, зміни гідрологічного режиму ґрунту в заплавах річок, урбанізацію, рекреацію, ведення лісового господарства та ін. [64, 96]. Тому, збереження існуючого різноманіття природних біотопів Закарпаття можливе лише за умови їх заповідання. При цьому гарантується збереження наявного в регіоні різноманіття рослин і тварин, головними осередками якого залишаються природні біотопи. Незважаючи на це, лише невеликий відсоток природних біотопів Закарпаття на сьогодні мають природоохоронний статус. Найвищий статус заповідних територій отримали лише ділянки вулканічного походження на Чорній горі та Юлівських горах, де резервуються ксеротермні угруповання з високим рівнем біорізноманіття.

Критичним у дослідженому регіоні є стан охорони біотопів заплавного комплексу. Лише в пониззі р. Латориці, створено значний за площею лісовий зоологічний резерват. Натомість, у пониззі р. Боржави існують невеликі природоохоронні території рівня пам'яток природи й заповідних урочищ. Виходячи з сучасного стану збереження природних біотопів Закарпатської

рівнини, актуальним є розширення площ існуючих резерватів природи та залучення до природоохоронного фонду нових ділянок із унікальним біорізноманіттям, завдяки використанню методів біоіндикації, а також організація структури природоохоронних територій регіону на засадах концепції екологічної мережі України [64, 90, 94].

РОЗДІЛ 3

ОБ'ЄКТИ, МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

3.1. Характеристика досліджених біотопів

Для дослідження було обрано 14 типів біотопів Закарпатської низовини. Серед них 7 природних або напівприродних біотопів, 6 урбаногенних і 1 гідромеліорований. Класифікацію природних біотопів Закарпаття прийнято за монографічною працею Р. Кіша, Є. Андрика та В. Мірутенка [64]. Досліджені біотопи представляють основні типи природних суходільних біоценозів, які збереглися на території Закарпатської низовини. Більшість з них мають острівне поширення і є рідкісними не тільки на дослідженій території, але й у Європі. Оскільки основні зміни середовища в цій частині Закарпаття пов'язані з активною розбудовою населених пунктів і гідромеліоративними заходами в долинах річок, досліджено також основні типи урбанізованих біотопів в містах Ужгород і Виноградів, а також гідромеліоровану луку в заплаві р. Латориці біля м. Чопа. Нижче наведено коротку характеристику досліджених біотопів Закарпатської низовини. Код природного біотопу як в табл. 2.2. Локалізація досліджених біотопів представлена на рис. 3.1. Фізико-хімічні властивості основних типів ґрунтів регіону наведено в табл. 2.1.

Коротка характеристика досліджених біотопів.

БЗ - Заплавний дубово-в'язово ясеневий (рис. 3.2). Біотоп розташований в урочищі «Переш» Великодобронського лісництва, біля м. Чопа (заплава р. Латориці). Географічні координати: N 48°46'08" E 22°27'14". Висота 102 м н.р.м. Вік лісу 110 років, що перебуває в режимі періодичного затоплення при річкових розливах. Площа ділянки – 3,5 га. Повнота лісу – 0,5. Склад деревостану: 7 дуб (*Quercus robur*) висотою близько 30 м, 2 ясен вузьколистий (*Fraxinus angustifolia*) з невеликою учасю в'язів гладкого (*Ulmus laevis*) та малого (*Ulmus minor*).

Підлісок (15%) формують глід одноматочковий (*Crataegus monogyna*) і



Рис. 3.1. Карта-схема локалізації місць збирання матеріалу колембол на території Закарпатської низовини. Умовні позначення: ★ – місця збору матеріалу кількісними методами, ★ – місця збору матеріалу якісними методами. *Біотопи*: 1 – заплавної дубово-в'язово ясеневий, 2 – субпанонський дубово-грабовий, 3 – панонський ксеротермний дубовий, 4 – ксеротермний субпанонський чагарниковий, 5 – субпанонський лучно-степовий, 6 – заплавнолучний, 7 – низиннолучний, 8 – Боздоський парк (м. Ужгород), 9 – Парк культури ім. Ж. Перені (м. Виноградів), 10 – сквер «Петефі» (м. Ужгород), 11 – газон на проспекті Свободи (м. Ужгород), 12 – газон на набережній р. Уж (м. Ужгород), 13 – виноградник (м. Ужгород), 14 – гідромеліорована низинна лука, 15 – Юлівські гори, 16 – дендропарк «Березинка», 17 – Мужіївські горби, 18 – околиці м. Виноградів, 19 – околиці селища Вилोक, 20 – околиці м. Ужгорода, 21 – урочище «Рафайлово».

клен польовий (*Acer campestre*). Трав'яний покрив характеризується виразним весняним аспектом, утворений лісовими мезофітами та гігрофільними видами (30% проекційного покриття). Він представлений наступними видами: білоцвіт

весняний (*Leucojum vernum*), зірочки жовті (*Gagea lutea*), кінський часник черешковий (*Alliaria petiolata*), конвалія звичайна (*Convallaria majalis*), розхідник звичайний (*Glechoma hederacea*), цибуля ведмежа (*Allium ursinum*), яглиця звичайна (*Aegopodium podagraria*) та ін.

Ґрунт – алювіальний лучно-буроземний, із середньоокислою реакцією середовища, середнім вмістом гумусу у верхньому горизонті, підвищеним ступенем насичення основами та мулисто-глинистим гранулометричним складом.



Рис. 3.2. Заплавний дубово-в'язово ясеневий біотоп (фото Р. Кіша, Є. Андрика та В. Мірутенка).

Б4 - Субпанонський дубово-грабовий (рис. 3.3). Даний тип біотопів представлений у наших дослідженнях двома фрагментами лісів: 1) в урочищі «Нодь Ердо» біля м. Берегове, 2) на ділянці розташованій \approx за 20 км на південний схід від міста Ужгорода. Географічні координати для першої ділянки N 48°23'43" E 22°81'97", а для другої - N 48°61'24" E 22°36'41". Вік лісу близько 100 років. Площа першої ділянки – 3,5 га, другої – 2,3 га. Склад деревостану: 4

дуб (*Quercus robur*), 5 граб (*Carpinus betulus*) з невеликою учасю в'язів гладкого (*Ulmus laevis*) та малого (*Ulmus minor*).



Рис. 3.3. Субпанонський дубово-грабовий біотоп (фото Р. Кіша, Є. Андрика та В. Мірутенка).

Підлісок (15%) формують переважно граб звичайний (*Carpinus betulus*), берека (*Sorbus torminalis*), глід одноматочковий (*Crataegus monogyna*) і клен татарський (*Acer tataricum*). Трав'яний покрив із виразним весняним аспектом, утворений лісовими мезофітами та гігрофільними видами (20% проекційного покриття). Він представлений наступними видами: анемона дібровна (*Anemone nemorosa*), барвінок малий (*Vinca minor*), підмаренник запашний (*Galium odoratum*), зірочки чохлаваті (*Gagea spathacea*), живокіст бульбистий (*Symphytum tuberosum*), перлівка одноквіткова (*Melica uniflora*).

Даний тип дубових біотопів у дослідженому регіоні формується переважно на багатих органічною речовиною підзолисто-буроземних оглесених ґрунтах і характеризується середнім рівнем зволоження едафотопу [64].

Б5 - Паннонський ксеротермний дубовий (рис. 3.4). Населення колембол у даному типі біотопів було досліджено на модельній ділянці заказника «Чорна гора» поблизу м. Виноградів. Географічні координати: N 48°15'28" E 23°06'79".

Вік лісу близько 110 років. Площа ділянки – 1,5 га. Склад деревостану: 6 дуб (*Quercus petraea*), 2 ясен білий (*Fraxinus ornus*), 1 липа срібляста (*Tilia tomentosa*).



Рис. 3.4. Паннонський ксеротермний дубовий біотоп (фото Р. Кіша, Є. Андрика та В. Мірутенка).

Підлісок (15%) формують віхалка гілляста (*Anthericum ramosum*), груша звичайна (*Pyrus communis*) і дерен звичайний (*Cornus mas*). Трав'яний покрив із виразним весняним аспектом, утворений лісовими мезофітами та гігрофільними видами (15% проекційного покриття). Він представлений наступними видами: осока Мікелі (*Carex michelii*), пахучка звичайна (*Clinopodium vulgare*), перлівка одноквіткова (*Melica uniflora*), перстач білий (*Potentilla alba*), підмаренник дзвоникovidний (*Galium campanulatum*), тонконіг гайовий (*Poa nemoralis*), горобейних пурпурово-голубий (*Lithospermum purpureocaeruleum*), кадило звичайне (*Melittis melissophyllum*).

Ґрунт бурозем кислий, неглибокий, кам'янистий з підстилаючими вулканічними породами.

B1 - Ксеротермний субпаннонський чагарник (рис. 3.5). Населення колембол у даному типі біотопів було досліджено на модельній ділянці

заказника «Чорна гора» поблизу м. Виноградів. Географічні координати: N 48°14'55" E 23°06'14".

Вік дрібнолистоного чагарника 30 років. Площа ділянки – 0,2 га. Досліджений біотоп утворюють низькорослі, густі, колючі, чагарникові зарості зі значною участю ксеротермних видів у трав'яному ярусі. На Закарпатті він утворює острівні ділянки, що формуються на найтепліших, сухих, кам'янистих схилах південних експозицій вулканічного горбогір'я [64]. Даний біотоп межує з лісовим біотопом Б5.



Рис. 3.5. Біотоп ксеротермного субпаннонський чагарника (фото Р. Кіша, Є. Андрика та В. Мірутенка).

Для чагарникового біотопу характерні такі види рослин як бирючина звичайна (*Ligustrum vulgare*), бруслина бородавчаста (*Euonymus verrucosa*) глід одноматочковий (*Crataegus monogyna*), дерен справжній (*Comus mas*), жостір проносний (*Rhamnus cathartica*), клокичка периста (*Staphyllea pinnata*), лазурник трилопатевий (*Laser trilobum*), ластовень лікарський (*Vincetoxicum hirundinaria*), оман мечолистий (*Inula ensifolia*), перлівка ряба (*Melica picta*), свидина кров'яна (*Swida sanguinea*), сугайник угорський (*Domnicum*

hungaricum), терен колючий (*Prunus spinosa*), шипшина французька (*Rosa gallca*).

Ґрунт бурозем кислий, неглибокий, кам'янистий з підстилаючими вулканічними породами.

ГЗ - Субпаннонський лучний степ (рис. 3.6). Населення колембол у даному типі біотопів було досліджено на модельній ділянці заказника «Чорна гора» поблизу м. Виноградів. Географічні координати: N 48°14'00" E 23°06'59". Площа ділянки – 0,25 га. В даному біотопі домінують дерновинні злаки, представлені також розеткові і довгочориневидні багаторічники, цибулинні геофіти та терофіти.



Рис. 3.6. Біотоп субпаннонського лучного степу (фото Р. Кіша, Є. Андрика та В. Мірутенка).

Трав'яний покрив протягом весни – початку літа утворює кілька аспектів, але вже з середини літа вигорає. Характерними видами рослин є бородач звичайний (*Botriochloa ischciemum*), вероніка колосиста (*Veronica spicata*), воловик Барельє (*Anchusa barrelieri*), зіновать подільська (*Chamaecytisus podolicus*), ковила закарпатська (*Stipa transcarpathica*), костриця борозниста (*Festuca rupicola*), костриця несправжньодалматська (*F. pseudodalmatica*), круціата п'ємонтська (*Cruciata pedemontana*), мласкавець віночковий (*Valerianella coronata*), перлівка трансільванська (*Melica transsilvanica*), підмаренник дзвоникovidний (*Galium campanula/mil*), самосил гайовий

(*Teucrium chamaedrys*), скабіоза блідо-жовта (*Scabiosa ochroleuca*), тимофіївка степова (*Phleum phleoides*), тордилій великий (*Tordylium maximum*).

Ґрунт бурозем кислий, добре дренований з високим вмістом гумусу та дрібнозему, кам'янистий із значною домішкою рухляку, який є продуктом вивітрювання підстилаючих нейтральнокислих вулканічних порід.

Г5 - Заплавна лука річкових долин союзу *Cnidion venosi* (рис. 3.7). Даний тип біотопів досліджено в міждамбовому просторі заплави р. Латориці поблизу м. Чопа. Це єдине місце в регіоні, де він на сьогодні зберігся в мало зміненому вигляді. Біотоп перебуває в режимі періодичного затоплення річковими



Рис. 3.7. Заплавнолучний біотоп (фото Р. Кіша, Є. Андрика та В. Мірутенка).

розливами або ґрунтовим підтопленням. Географічні координати: N 48°44'51" E 22°22'81". Площа ділянки – 3,2 га. У даному біотопі зафіксовано випадки ведення екстенсивного господарства, зокрема помірного випасання худоби і несистематичне викошування.

Рослинний покрив у даному біотопі багатий на види з переважанням злаків і осок. Розвиток рослинності в ньому, як правило, відбувається в другій половині літа після сходження води. У трав'яному покриві представлені авран лікарський (*Gratiola officinalis*), білоцвіт літній (*Leucojum aestivum*), вербозілля

звичайне (*Lysimachia vulgaris*), зірочник болотний (*Stellaria palustris*), китник лучний (*Alopecurus pratensis*), китник тростиновий (*Alopecurus arundinaceus*), мітлиця повзуча (*Agrostis stolonifera*), оман британський (*Inula britannica*), перстач повзучий (*Potentilla reptans*), плакун верболистий (*Lythrum salicaria*), ситник темноцвітий (*Juncus atratus*), цибуля гранчаста (*Allium angulosum*), чина болотна (*Lathyrus palustris*), ч. лучна (*L. pratensis*), щавель кучер'явий (*Rumex crispus*).

Ґрунт алювіальний лучно-буроземний, оглеений. Влітку спостерігаються випадки короткочасного підсихання верхнього шару ґрунту. Характерним є регулярне його підживлення наносами замулу під час весняно-літніх паводків.

Г6 - Низинні сінокісні луки (*Alopecurus pratensis*, *Sanguisorba officinalis*) (рис. 3.8). Даний тип біотопів досліджений нами на двох ділянках в Ужгородському районі: 1) біля с. Довге Поле, 2) біля с. Велика Добронь. Географічні координати для першої ділянки N 48°63'16" E 22°33'67", а для другої - N 48°43'64" E 22°38'62". Площа ділянки – 1,5 га. Господарське використання цієї луки характеризується одноразовим викошуванням за вегетаційний період.



Рис. 3.8. Біотоп низинної сінокісної луки (фото Р. Кіша, Є. Андрика та В. Мірутенка).

Екстенсивні, багаті на види, одно- чи двоукісні луки з домінуванням таких злаків як райграс високого, костриці червоної та лисохвоста лучного, а також різнотравя, що в період цвітіння формує кілька аспектів. Біотопи характеризуються помірним зволоженням і не затоплюються паводками.

У трав'яному покриві представлені бромус м'який (*Bromus hordeaceus*), грястиця збірна (*Dactylis glomerata*), дзвінець малий (*Rhinanthus minor*), дзвоники розлогі (*Campanula patula*), жовтець їдкий (*Ranunculus acris*), конюшина лучна (*Trifolium pratense*), костриця червона (*Festuca rubra*), лисохвіст лучний (*Alopecurus pratensis*), медова трава шерстиста (*Holcus lanatus*), пахуча трава звичайна (*Anthoxanthum odoratum*), підмаренник м'який (*Gallium mollugo*), райграс високий (*Arrhenatherum elatius*), роговик ланцетовидний (*Gerastium holosleoides*), тонконіг лучний (*Poa pratensis*). Ґрунт лучнувато-буроземний, нейтральний, помірнозволожений з ознаками оглеєння.

Уп1 - Боздоський парк. Біотоп розташований у центральній частині міста Ужгорода на березі р. Уж. Його закладено в 1954 році. Загальна площа парку 50 га. Деревні насадження переважно монокультурні, тобто у різних кварталах парку вони складаються з однієї-кількох місцевих деревних порід. Наприклад, у кварталі 21 переважає граб звичайний, у 23 — клен гостролистий, у 26 — ясен звичайний. Тому в цілому дерева створюють лісове середовище. Інтродукованими видами є тополя канадська, гіркокаштан звичайний, горіх волоський, бархат амурський, катальпа гібридна, софора японська, робінія несправжньоакацієва тощо.

Порівняно багато в цьому біотопі декоративних чагарників, які використовуються тут як у формі куртинних посадок, так і для формування стрижених бордюрів та живоплотів. Серед них чубушники, дейції, жимолості, форзиції, бузки, бирючини, гібіскуси.

Ґрунтовий покрив парку насипний, що характеризується високою щільністю внаслідок значного рекреаційного навантаження. Постійне відчуження відмерлої органіки сприяє надмірному висушуванню верхнього шару ґрунту.

Уп2 - Парк культури ім. Ж. Перені. Біотоп розташований у південно-східній частині міста Виноградів. Він є унікальною пам'яткою садово-паркової культури ХІХ ст. Загальна площа парку 12 га. Особливість цього біотопу - нестача вологості та порівняно низьке різноманіття рослин. У парку домінують старі деревні насадження. Серед них переважають місцеві листяні породи (дуб звичайний, липа крупнолиста, ясен звичайний, клен польовий, клен гостролистий, явір, тополя чорна та ін.) з дуже малою часткою хвойних порід (сосна, ялівець, ялина). Серед інтродукованих видів рослин є гінкго дволопатево, катальпа бігنونієвидна, горіх сірий, каркас західний, тюльпанне дерево звичайне, яловець віргінський, платан західний, айлант найвищий, псевдотсуга Мензіса та ялину колючу.

Дендрарій було закладено 200 років тому, а у 30 роках минулого століття пройшла реконструкція парку. Однак, його структура залишилася первинною (алеї сформовані геометрично правильними фігурами). Доріжки для прогулянок прокладено у формі правильних кіл. Великі площі у парку займають травники, квітники, дитячі майданчики та заклади громадського харчування. Тому даний біотоп характеризується значним рекреаційним навантаженням.

Ґрунтовий покрив парку насипний, що характеризується високою щільністю внаслідок значного рекреаційного навантаження та сухістю спричиненою відчуженням відмерлої органіки.

Уп3 - Сквер «Петефі». Біотоп розташований у центральній частині міста Ужгорода неподалік від р. Уж. Зараз площа складається з двох частин. В основі однієї – сквер з пам'ятником Петефі. Загальна площа сквера 0,2 га. Він був створений в 70-х роках. Особливість цього біотопу - нестача вологості та порівняно низьке різноманіття рослин. У парку домінують старі деревні насадження. Серед них переважають місцеві листяні породи (дуб звичайний, липа крупнолиста, ясен звичайний, клен польовий, клен гостролистий, та ін.) з дуже малою часткою хвойних порід (сосна, ялівець, ялина). Серед інтродукованих видів рослин є гінкго дволопатево, катальпа бігنونієвидна, горіх сірий, каркас західний, тюльпанне дерево.

Ґрунтовий покрив сквера насипний, що характеризується високою щільністю внаслідок значного рекреаційного навантаження.

Уг1 - Газон на проспекті Свободи. Даний урботоп розташований в м. Ужгороді на перехресті проспекту Свободи та вулиць Залізничної й Станційної. Він має вигляд трикутника з площею 0,23 га. Він був створений в 70-х роках. На газоні крім характерних злаків (райграс пасовищний, тонконіг однорічний, костриця лучна, мітлиця тонка) та конюшини лучної росте 43 кущі пірамідального ялівця. Насипний ґрунт містить значну кількість будівельного сміття, що сприяє добрій його дренажності. Поливання газону влітку не зафіксоване.

Уг1 - Газон на набережній р. Уж. Урботоп розташований в м. Ужгороді між вулицею Ботанічна набережна та р. Уж. Він має вигляд довгої смуги довжиною близько 600 м та шириною 10-20 м. Даний прирічковий газон існує мабуть з початку 20 століття. У трав'яному покриві виявлено райграс пасовищний, кострицю лучну, мітлицю тонку, конюшину повзучу та лучну. Цей газон зазнає періодичного затоплення паводковими водами та витоптування. Ґрунт насипний.

Ув – Виноградник. Біотоп розміщений на околиці м. Ужгорода на вул. Лесі Українки в приватній садибі. Він створений 25 років тому на площі 0,1 га. Винограднику близько 20 років. В спекотні літні місяці ділянка часто поливається. Садовий ґрунт зазнає також періодичного підживлення органікою та розпушення.

Гмл - Гідромеліорована низинна лука. Даний біотоп розташований поблизу біотопу Г5 (див. вище) в заплаві р. Латориці поблизу м. Чопа. Від цього біотопу, як і від річки його відділяє дамба, тому він не зазнає затоплення під час паводків. Дамба була побудована в 60-ті роки ХХ ст. Його площа близько 1,5 га. Досліджена лука викошується двічі на рік. Рослинність та ґрунт на гідромеліорованій луці подібні до таких у біотопі Г5. Відмінність між обома біотопами полягає в відсутності деяких гігрофільних видів рослин в біотопі Гмл (*Lathyrus palustris*, *Stellaria palustris*, *Alopecurus arundinaceus* та ін.).

Ґрунт у даному біотопі лучнувато-буроземний, нейтральний, помірнозволожений і добре дренований.

Крім вище зазначених біотопів, де основний матеріал був зібраний кількісними методами, колемболи додатково збирались і якісними методами. Зокрема, якісний матеріал колембол було зібрано в дубово-грабових лісах і ксеротермних чагарниках Юлівських гір, дендропарку «Березинка» (біля м. Мукачево), дубово-грабових лісах Мужіївських горбів, на луках в околицях міст Ужгорода і Виноградів, а також селища Вилोक (рис.3.1).

Такі екологічні фактори як температура повітря і кількість опадів є основними кліматичними змінними, що мають безпосередній вплив на стан едафотопів і комплекси ґрунтових тварин. Значення цих показників у період збирання матеріалу наведено в таблиці 3.1 за даними Закарпатського обласного центру з гідрометеорології. В період 2008 – 2009 років були зафіксовані наступні кліматичні умови в досліджених районах Закарпаття: річна сума опадів була в межах 667,3-1210 мм; середньорічна температура повітря складала від + 10,0° до + 12,0°С; максимальні температури повітря зафіксовані у липні та серпні й коливалися у межах від + 31,9° до + 38,3°С; мінімальні температури повітря відмічено в січні-лютому (від – 3,6° до – 17,4°С). Динаміку змін зазначених показників у різні місяці наведено в таблиці 3.1.

За даними Закарпатського обласного центру з гідрометеорології нижче наведено короткий кліматичний опис весняного та осіннього періодів 2007-2008 років у районі дослідження, коли було зібрано основну частину польового матеріалу.

Короткий кліматичний опис весняного та осіннього періодів 2007 року.

Весна. Весняні процеси, в низинно-передгірних районах області (Ужгородському, Берегівському, Виноградівському) розпочались на 2-2.5 тижні раніше ніж звичай. Весна була теплою та досить сухою. Температура повітря - вища за норму: в березні на 3-5°, в квітні на 1°, в травні 2-2.5°. Опадів за березень та квітень випало менше норми на 50-70%, тільки в травні кількість опадів була близькою до норми. Незважаючи на теплу весну, в квітні та травні

відмічались інтенсивні заморозки. Температура повітря знижувалась 22-23 квітня до 1-4° морозу в низинно-передгірних районах області (Ужгородський, Берегівський, Виноградівський). 1-3 травня температура повітря знижувалась в низинно-передгірних районах до 1-4° морозу.

Весною переважали процеси циклонічного розвитку з двома основними центрами, але на Закарпатті вони носили периферійний характер. Розвиток гребня Азорського антициклону та активізація північного антициклону в березні, антициклональні процеси в квітні, викликали суттєвий недобір опадів в ці місяці. В травні переважали процеси циклогенезу, посилювались конвективні процеси в атмосфері, активно формувались грозові осередки.

Середня температура всього весняного періоду дорівнювала 13.4-18.2°, що на 2.0-2.5° вище норми. Опадів за весняний період випало в низинно-передгірних районах 90-160 мм, або 55-70% від норми.

Осінь. Осінь була прохолодною, з великою кількістю опадів у вересні (1.5-2.5 норми), та кількістю опадів, що сягала норми - в жовтні та листопаді. Перехід середньодобової температури повітря через +15 в бік її зниження, що означає початок осені, відбувся в низинно-передгірних районах на початку вересня, що в межах норми. Загалом відмічено велику кількість днів з дощем у вересні та прохолодну погоду. З 18 по 25 жовтня у гірських районах та на високогір'ї встановився перший тимчасовий сніговий покрив, висотою від 7 до 37 см. Починаючи з 11 листопада, сніговий покрив установився по всій території області, висотою, в низинно-передгірних районах (Ужгородський, Берегівський, Виноградівський райони) області 3-10 см.

Перехід температури повітря через +5°, в бік її зниження, що означає припинення вегетації, відбувся в низинно-передгірних районах області на початку першої декади листопада. Синоптична ситуація осені визначалася поступовим переходом від антициклональної погоди до посилення північних і південних баричних депресій. Характер синоптичних процесів нестабільний, що проявляється в нестійкості погодних умов. Спостерігались різкі "стрибки" у баричному і температурному полі. Відмічався поступовий і дуже повільний

перехід на зимовий варіант синоптичних процесів. Сталий перехід через 0° , що означає початок зими, відбувся в середині грудня, що було в межах норми.

Короткий кліматичний опис весняного та осіннього періодів 2008 року.

Весна. Весна (відновлення вегетації) 2008 року наступила на тиждень раніше звичайних строків (перехід середніх температур через $+5^{\circ}$, в бік її підвищення, відбувся в середині березня), була з нерівномірним температурним режимом: березень прохолодний, з випаданням надмірної кількості опадів. Квітень і травень були теплими, з температурами повітря, вищими за норму на $1-2^{\circ}$. Кількість опадів квітня і травня була в межах норми. Кількість днів з сильним вітром щомісячно становила 3-4 дні.

Таблиця 3.1

Кліматичні показники 2007 – 2008 років у районах дослідження

Місяці \ Кліматичні характеристики	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	ЗА РІК
Берегово, 2007													
Середня t°C повітря	3,9	4,1	9,7	12,1	18,3	21,8	23,2	22,7	14,6	9,9	3,8	-0,3	12,0
Максимальна t°C повітря	12,4	11,4	18,7	25,4	32,5	32,5	38,3	36,9	26,0	23,1	14,1	9,4	38,5
Мінімальна t°C повітря	-8,3	-3,6	-0,3	-1,1	-1,1	9,6	9,4	11,0	2,5	-2,7	-5,3	-8,1	-8,3
Сума опадів, мм	74,3	74,1	19,8	9,8	84,2	41,8	50,9	56,8	97,8	60,7	64,7	32,4	667,3
Берегово, 2008													
Середня t°C повітря	1,7	3,1	6,3	11,7	16,5	20,6	20,7	21,3	15,4	12,0	6,7	3,8	11,7
Максимальна t°C повітря	10,4	17,0	17,3	21,9	28,6	32,6	32,4	33,8	33,6	22,5	22,1	14,9	33,8
Мінімальна t°C повітря	-8,4	-12,7	-3,7	2,6	6,0	10,0	11,0	7,0	4,5	0,4	-5,6	-9,8	-12,7
Сума опадів, мм	37,4	15,3	66,9	68,6	88,2	107,8	124,0	30,8	52,2	23,6	25,2	68,7	708,7
Ужгород, 2007													
Середня t°C повітря	3,3	3,8	8,9	11,5	17,8	20,8	22,4	21,9	14,2	9,9	3,6	-0,4	11,5
Максимальна t°C повітря	12,0	11,5	19,0	25,6	33,2	31,2	37,9	36,4	25,6	23,1	13,7	8,8	37,9
Мінімальна t°C повітря	-7,5	-4,0	-1,9	-2,2	-4,4	8,9	9,3	8,8	1,9	-2,4	-6,8	-8,6	-8,6
Сума опадів, мм	93,9	65,3	26,1	12,1	53,2	78,9	58,3	32,2	138,1	61,2	70,0	48,0	737,3
Ужгород, 2008													
Середня t°C повітря	1,1	4,0	5,6	11,3	15,6	19,9	20,1	20,7	15,0	11,8	6,3	2,9	11,2
Максимальна t°C повітря	9,3	15,8	17,6	21,6	28,3	31,4	32,0	32,8	32,3	22,5	21,6	14,5	32,8
Мінімальна t°C повітря	-17,4	-11,8	-6,2	1,8	2,7	9,9	9,8	6,0	3,6	-0,2	-5,2	-10,0	-17,4
Сума опадів, мм	48,2	16,3	56,9	76,0	62,8	95,3	141,2	117,3	32,4	36,8	36,0	72,6	791,8
Виноградово* (Хуст), 2007													
Середня t°C повітря	2,6	2,8	8,6	11,2	17,6	20,8	21,5	21,2	13,7	9,1	2,1	-1,4	10,0
Максимальна t°C повітря	11,2	11,2	20,0	25,6	32,3	31,2	37,0	35,7	27,4	23,3	14,2	7,6	37,0
Мінімальна t°C повітря	-6,9	-4,0	-1,3	-0,4	-2,0	9,7	10,3	11,2	3,6	-1,5	-8,7	-0,2	-9,2
Сума опадів, мм	204	162	57	6,2	101,2	59,5	124,9	71,6	111,5	64,4	121,2	49,0	1133,0

Продовж. табл. 3.1

Виноградово* (Хуст), 2008													
Середня t°C повітря	0,0	1,6	5,4	11,0	15,9	19,7	19,6	20,6	13,9	10,6	4,9	1,0	10,4
Максимальна t°C повітря	8,1	15,8	17,2	22,1	29,1	31,5	31,9	34,6	32,2	21,4	22,7	12,2	34,6
Мінімальна t°C повітря	-12,2	-10,9	-2,6	1,4	4,0	10,4	11,5	7,6	2,9	-0,5	-5,2	-10,8	-12,2
Сума опадів, мм	72,4	30,6	157	92	99	155	221	43	80	82	71	108	1210

Примітка. *- Кліматичні дані метеостанції Хуст репрезентативні для м. Виноградово.

В низинних районах області заморозки не відмічались. Весною переважали процеси циклонічного розвитку з двома основними центрами: Північно-Атлантичним і Балканським. Погодні умови були нестійкими. Весняна адвекція холоду у сполученні з радіаційними процесами формувала низькі, особливо в нічні години, температури повітря (вночі, в окремі дні квітня і травня 3-8тепла°). Метеорологічне літо (перехід середніх добових температур повітря через +15, в бік її підвищення), розпочався в низинно-передгірних районах 14-16 травня, що на тиждень пізніше звичайних строків.

Осінь. Восени відмічався прохолодний вересень, (на 1° холодніший за норму), проте, в першій декаді вересня зафіксовані аномально високі температури повітря - 34° тепла, в м. Берегове. Такі високі температури повітря в вересні, не відмічались за всі роки спостережень в області. Жовтень і листопад місяці - тепліші за норму на 1-2°, і знову перша декада листопада виявилась найтеплішою за всі роки спостережень – максимальна температура повітря сягнула до 22-23° тепла, а середня декадна була теплішою за норму на 5-6°.

Кількість опадів в вересні була надмірною (2-2.5 місячних норм), в жовтні - в межах норми, в листопаді, в основному, менше за норму (50-89%). Вегетація припинилась (перехід середньодобової температури повітря через +5°, в бік її зниження) 5-6 листопада, що майже в межах норми. Сталий перехід через 0°, що означає початок зими, відбувся в середині грудня, що в межах норми.

Синоптична ситуація осені визначалася переходом від переважного впливу процесів циклогенезу до антициклонального варіанту. Характер циклонічних процесів був, в основному, згладженим. Період «сплеску» циклонічної діяльності відмічався тільки в вересні.

3.2. Матеріал і методи досліджень

Матеріалом для виконання даної роботи слугували колемболи, які зібрані нами в 2008–2010 роках у 14 типах біотопів Закарпатської низовини (табл. 3.2). Крім того, проведено критичне узагальнення усіх наявних літературних даних по вивченню фауни і населення колембол Закарпаття. Збір і опрацювання матеріалу проводився відповідно до загальноприйнятих методик ґрунтово-зоологічних досліджень [22, 68, 81]. Цей процес займає декілька етапів: 1) відбирання ґрунтових проб у природі, 2) транспортування проб у лабораторію, 3) фіксація матеріалу при виділенні з субстрату на термофотоеклекторах, 4) виготовлення постійних мікропрепаратів, 5) ідентифікація і підрахунок матеріалу, 6) статистичний аналіз екологічних даних. Перші два етапи реалізуються в польових умовах, а чотири наступних – у лабораторних.

Польові дослідження. Відбирання ґрунтових проб проводили лінійними серіями через кожні 10 м. Для відбору проб використовували металічний бур із об'ємом 385 см³ (радіус 3,5 см x глибину 10 см, підстилка разом із ґрунтом). Ґрунтові зразки були відібрані серіями по 15–30 проб стандартного розміру в кожному біотопі. З літератури відомо, що одноразові обліки з 10 – 15 ґрунтових проб у біотопі дозволяють виявити до половини від наявної кількості видів. Однак, ця мінімальна кількість проб, прийнята спеціалістами для досліджень ґрунтових мікроартропод, дає достатньо реальне уявлення про фауну і структуру досліджених угруповань [95, 144]. Усі проби відібрані до глибини 10 см, оскільки у цьому ґрунтовому шарі концентрується до 80% населення колембол [144].

Додатково збирали колембол якісними методами за допомогою ексгаустера (візуальний збір на поверхні рослин і флотування). Загалом, за весь період досліджень було відібрано 540 ґрунтових проб у весняний і осінній сезони 2008 – 2010 років (табл. 3.2). З ґрунтових проб загалом виділено 37820 особин колембол. Якісними методами зібрано близько 12 тисяч ос. цих тварин.

Лабораторні дослідження. Екстракцію ногохвісток з ґрунтових проб прово-

Характеристика обсягу зібраних ґрунтових проб та часу збору матеріалу в досліджених біотопах

Код біотопу	Назва біотопу	Загальна к-ть проб	Дата збору матеріалу
<i>Природні біотопи</i>			
Б3	Заплавний дубово-в'язово ясеневий	35	20.04.2008, 14.11.2010
Б4	Субпанонський дубово-грабовий	40	20.04.2008, 14.11.2010
Б5	Паннонський ксеротермний дубовий	46	21.04.2008, 15.11.2010
В1	Ксеротермний субпаннонський чагарниковий	46	21.04.2008, 20.03.2009, 15.11.2010
Г3	Субпаннонський лучно-степовий	50	21.04.2008, 20.03.2009, 15.11.2010
Г5	Заплавний лучний	34	20.05.2008, 19.04.2009
Г6	Низинний сінокісний лучний	85	21.04.2008, 20.03.2009, 15.11.2010
<i>Урбанізовані біотопи</i>			
Уп1	Боздоський парк (м. Ужгород)	30	22.04.2008, 16.11.2010
Уп2	Парк культури ім. Ж. Перені (м. Виноградів)	30	23.04.2008, 17.11.2010
Уп3	Сквер «Петефі» (м. Ужгород)	30	22.04.2008, 16.11.2010
УГ1	Газон на проспекті Свободи (м. Ужгород)	30	22.04.2008, 16.11.2010
УГ2	Газон на набережній р. Уж (м. Ужгород)	30	22.04.2008, 16.11.2010
Ув	Виноградник (околиці м. Ужгород)	30	22.04.2008, 16.11.2010
<i>Гідромеліорований біотоп</i>			
Гмл	Гідромеліорована низинна лука	34	20.05.2008, 19.04.2009
Всього:	14 типів біотопів	540 проб	2 сезони року

дили на високоградієнтних екстракторах Кемпсона (рис. 3.9) з експонуванням ґрунту до повного висихання [175]. Фіксували колембол у 70 % етиловому спирті.

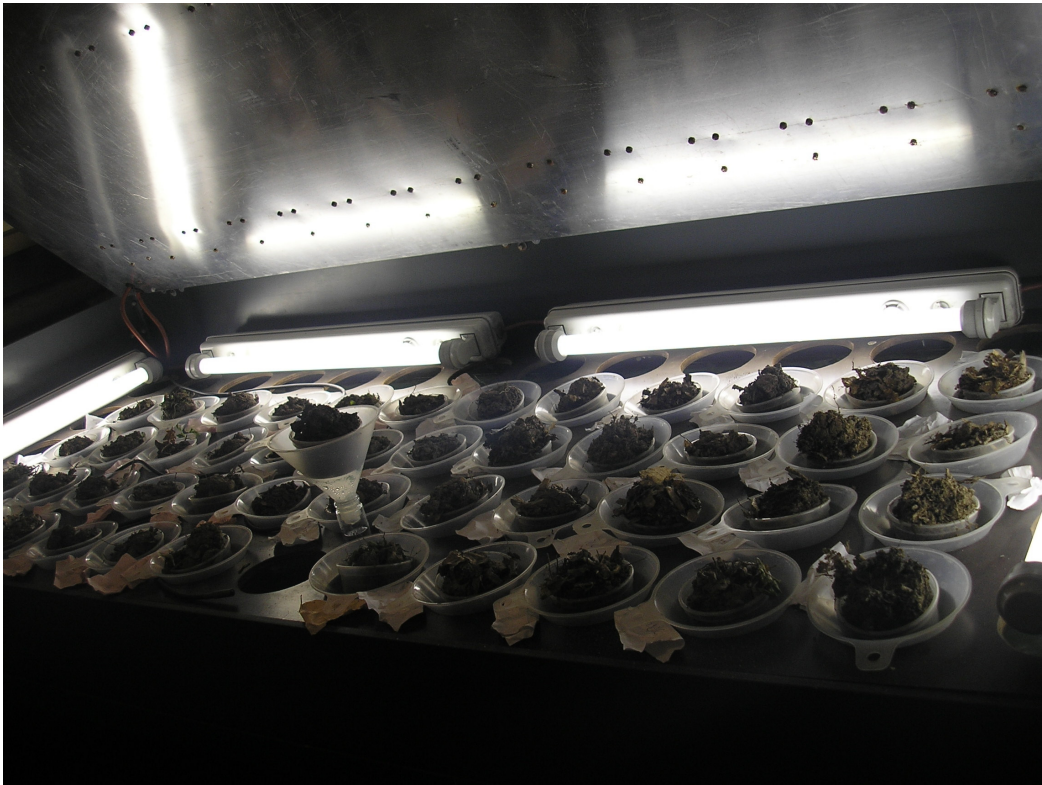


Рис. 3.9. Високоградієнтний екстрактор Кемпсона, на якому проводилося виділення колембол із субстрату.

Розбирання фіксованого матеріалу відбувалося на фільтрувальному папері під бінокулярним мікроскопом після виділення з спирту. Зібраний матеріал колембол переносили в постійні мікропрепарати з рідиною Фора для подальшого їхнього визначення [81, 181]. Частину пігментованого матеріалу колембол попередньо просвітлювали в 15 % розчині КОН або в лактофенолі. Після висихання матеріал проходив процедуру таксономічної ідентифікації та підрахунку чисельності визначених видів. Колемболи були визначені за допомогою сучасної мікроскопічної техніки (мікроскоп Olympus BX42) та найновіших ідентифікаційних ключів [86, 87, 170, 176, 182, 186, 199-201, 212, 214, 227 та ін.]

Отримані нами кількісні дані були екстрапольовані на одиницю площі в 1м^2 . Для порівняльного аналізу структури населення ногохвісток досліджених біотопів використовували не абсолютні, а відносні (у % від загальної кількості в угрупованні) показники щільності таксонів (видів, родів, родин). В

екологічних дослідженнях найкраще використовувати саме такі міри відносної численності видів, які дозволяють уникнути похибок в обчисленнях, обумовлених різною кількістю ґрунтових проб, що відібрані в ході польових робіт [91].

Забезпечення порівняльності власних і літературних даних було досягнуте також завдяки застосуванню стандартизованих статистичних підходів до аналізу угруповань колембол [4, 73, 84, 91]. Таким чином, використані в роботі методологічні підходи забезпечили необхідну достовірність отриманих даних.

Систему таксонів класу колембол прийнято за «Каталогом фауни колембол і протур України» [61] та інформацією на спеціальному вебсайті [173].

Система життєвих форм (біоморф) колембол прийнята згідно підходу С.К. Стебаєвої [115]. Автором виділено такі групи життєвих форм колембол: поверхневі, геміедафічні (підстилкові) та еуедафічні (ґрунтові). Поверхневі біоморфи включають атмобіонтні, верхньопідстилкові, кортицикольні та нейстонні види ногохвісток. Геміедафічні біоморфи розділені на нижньопідстилкові та підстилково-ґрунтові. Еуедафічні форми поділені на верхньоґрунтові та глибокоґрунтові.

Біотопні (екологічні) групи колембол виділяли за підходом І.Я. Капруса [53]. Зокрема, для зон широколистяних лісів і лісостепу України цей автор виділяє такі біотопні групи колембол як навколоводні, лучно-болотні, лучні, лісо-лучні, лісові, лучно-степові, евритопні, що належать до шести комплексів за польовим гігропреферендумом (гігрофільний, гігро-мезофільний, мезофільний, ксеро-мезофільний, ксерорезистентний і еврибіонтний).

Типи організованості угруповань колембол (спеціалізовані, евритопні та збірні) були визначені за підходом Н.О. Кузнєцової [73]. У спеціалізованих таксоценах домінує відповідна група видів-спеціалістів (більше 40 % від загального різноманіття). В евритопних таксоценах колембол переважає за чисельністю евритопна група та одна з спеціалізованих груп не досягає 40 %

від загального різноманіття. У збірних угрупованнях, що характерні для дуже порушених едафотопів, широко представлені різні біотопні групи колембол.

Ступінь гемеробності (окультуреності) досліджених біотопів визначали за системою Яласа (Jalas, 1953, 1955) та Зукопа (Sukopp, 1969) [цит. по 9]. Виділяли оліго-, мезо-, еу-, полі- та метагемеробні біотопи. Оцінку ступеня антропогенної порушеності ґрунту в градієнті урбонавантаження та під впливом гідромеліорації лучних екосистем регіону проводили за методикою С.М. Чеснокової [148] з використанням модельної групи колембол.

Для оцінки екологічної цінності ґрунтового покриву за населенням колембол у ландшафтній структурі певного регіону використано модифікований показник ІЕЦ (індикатор екологічної цінності ґрунту) [9], який обчислюється за формулою:

$$\text{ІЕЦ} = (W \times G \times S \times H) / 100,$$

де W – ступінь гемеробності в балах (від 7 - агемеробне середовище до 1 – метагемеробне середовище), G – загальна кількість родів та S – загальна кількість видів в угрупованні, H – індекс Шеннона. Цей інтегральний показник показує кумулятивну та неспецифічну реакцію угруповання ґрунтових колембол на дію комплексу антропогенних факторів. Чим більше його значення, тим краща якість ґрунтового середовища для колембол. Він залежить від таксономічного багатства та структурної організації угруповань.

Статистичне опрацювання матеріалу здійснювали за допомогою стандартного пакету STATISTICA 7 для Windows (StatSoft, Inc., 1997) та програми Past доступної через мережу інтернет [189]. Для аналізу структури населення колембол використовували стандартизовані синекологічні показники та методи кількісного аналізу [68, 74, 91, 140, 207].

Порівняння фаун колембол проводили за індексом Жаккара [91]. Порівняння біотопних угруповань колембол проводили методами кластерного та ординаційного аналізу з використанням програми STATISTICA 7 для Windows. Особливості біотопної приуроченості конкретних видів оцінювали за

індексом “відносної біотопної приуроченості Песенко” (F_{ij}) [91]. Значення коефіцієнту F_{ij} коливаються в інтервалі від -1 до 1. Якщо $F_{ij} = 1$, то це означає, що конкретний вид ногохвісток надає повну перевагу даному біотопу, якщо $F_{ij} = -1$, то це означає повне уникання видом конкретного оселища. Величини, близькі до «0», вказують на індиферентність виду до екологічних умов даного біотопу.

Структуру домінування оцінювали за критеріями Г. Штекера і А. Бергмана [225]. Виділені наступні класи домінування видів:

еудомінанти (ЕД)	31,7 – 100%;
домінанти (Д)	10,1 – 31,6%;
субдомінанти (СД)	3,2 – 10,0%;
прецеденти (Р)	1,1 – 3,1%;
субпрецеденти (СР)	< 1,1%.

Для оцінки частоти трапляння ногохвісток у досліджених біотопах використовували індекс частоти трапляння. Його визначали як процентне співвідношення кількості ґрунтових проб, в яких певний вид був зареєстрований, до загального числа проб у даному біотопі. Величини індексу частоти трапляння визначали за схемою В.Тішлера [226]:

абсолютно константні види (АК)	75,1 – 100 %;
константні види (КВ)	50,1 – 75,0%;
другорядні види (ДВ)	25,1 – 50,0%;
випадкові види (ВВ)	< 25,0%.

У роботі використано інтегровані категорії альфа- і бета-різноманіття [229]. Зокрема, точкове альфа-різноманіття оцінювали як середню видову різноманітність на одну ґрунтову пробу об'ємом 385 см³; ценотичне альфа-різноманіття – як видову різноманітність у серії з 20 ґрунтових проб стандартного розміру, відібраних у певному біотопі (ценотична фауна). Бета-різноманіття вимірювали як ступінь диференційованості розподілу видів або між мікрооселищами у біотопі які відповідають окремим ґрунтовим пробам по методиці запропонованій Е. Мегарран [207]. Оцінку бета-різноманіття

проводили за формулою $\beta = S/\alpha - 1$, де S – видове багатство ценотичної фауни, α – середній рівень точкового або ценотичного α -різноманіття.

Для вимірювання різноманітності біотопних угруповань колембол використовували метод Q-статистики, який не надає статистичних переваг групам дуже чисельних і дуже рідкісних видів при формалізації кількісних даних [207].

РОЗДІЛ 4

СТРУКТУРА НАСЕЛЕННЯ КОЛЕМБОЛ ПРИРОДНИХ БІОТОПІВ

4.1 Таксоцен колембол дубових лісів

Спеціальні дослідження ногохвісток (*Collembola*) в дубових лісах території України розпочалися лише в 80-х роках минулого століття. Це роботи М.В. Тарашук [118-121], О.О. Прокопенка [92], І.П. Второва [18] та ін. В результаті цих досліджень з'явилися перші узагальнення по ногохвістках дубових лісів лісостепу та байрачних дібров степової зони. Вивчення фауни та населення колембол дубових лісів степової зони були продовжені в кінці 90-х років ХХ століття працівниками Донецького національного університету І.В. Бондаренко-Борисовою, Н.Г. Сандул і О.В. Старостенко, а результати проведеної роботи використані для написання їх кандидатських дисертацій [15, 114]. На особливу увагу заслуговують праці І.В. Бондаренко-Борисової, яка в ході 7-літніх досліджень вивчала ногохвісток у різних варіантах заплавних, байрачних і нагірних дібров південного-сходу України. В лісових біотопах дослідженого регіону вона виявила сумарно 115 видів колембол, дослідила параметри структурної організації та сезонну динаміку населення цих тварин [174]. Варто також згадати останні роботи О.В. Безкровної [6] та І.Я. Капруса [52], що стосуються вивчення колембол дубових лісів центральної України, а також заплавних дібров Чорноморського біосферного заповідника відповідно.

У західній частині України основні зусилля колембологів були скеровані лише на вивчення заплавних дібров у басейнах рік Дністра [67] та Латориці [149, 151]. Територія Закрпатської низовини є унікальним у природничому відношенні регіоном України. На ній трапляється чотири типи дубових біотопів: заплавні дубово-в'язово-ясеневі, субпанонські дубово-грабові, панонські ксеротермні дубові та євросибірські степові дубові [64, 90]. Однак, колемболи детально досліджувались лише в заплавних варіантах дубових лісів у басейні ріки Латориці, де сумарно виявлено 78 видів [149, 151, 152]. Інші

типи дібров Закарпаття залишаються практично не дослідженими, на що ми звертали увагу раніше [28, 56]. В літературі можна знайти лише фрагментарні дані щодо видового складу та чисельності колембол у трансформованих дубових лісах на території м. Ужгорода [31], а також описи двох нових для науки видів ногохвісток, зібраних у дібровах Закарпаття [198, 213].

Саме тому, актуальними завданнями залишаються: 1) критичне узагальнення наявних літературних даних по вивченню фауни колембол дубових лісів Закарпатської низовини, 2) порівняльні дослідження структури населення цих педобіонтів у різних типах дубових біотопів Закарпаття, а також 3) аналіз фауни і населення дубових лісів на регіональному рівні в межах території України.

4.1.1 Заплавні дубово-в'язово-ясеневі біотопи

Грунтовні дослідження заплавних дубово-в'язово-ясеневих лісів Закарпаття були розпочаті Ю.В. Цаланом [149-152] в рамках теми його кандидатської дисертації. На природній ділянці дубового лісу поблизу м. Мукачево, що перебувала у режимі періодичного затоплення р. Латорицею автор виявив 52 види ногохвісток за кілька сезонів збору матеріалу. На сусідній ділянці дубового лісу, що захищена від річки дамбою і не зазнає впливу затоплення, він встановив 64 види колембол. Таким чином, сумарно на двох ділянках ним виявлено 78 видів цих ґрунтових тварин, що належать до 46 родів і 15 родин.

Проведені нами дослідження ногохвісток заплавних дібров ур. Переш поблизу м. Чопа дозволили виявити 27 видів в одноразовій серії з 20 ґрунтових проб (ценотичне α -різноманіття) (табл. 4.1). Разом з даними Ю.В. Цалана [152] фауністичний список колембол цього типу дубових біотопів складає 80 видів.

Таблиця 4.1

Видовий склад і деякі характеристики колембол заплавних дубово-в'язово-ясеневих лісів

Вид	Видові характеристики			
	М	%	КД	КЧТ
1	2	3	4	5
<i>Ceratophysella granulata</i>	0,1	0,4	СР	ВВ
<i>Anurida ellipsoides</i>	0,15	0,6	СР	ВВ
<i>Neanura muscorum</i>	0,3	1,3	Р	ВВ
<i>Mesaphorura florum</i>	0,2	0,8	СР	ВВ
<i>Mesaphorura hylophila</i>	0,45	1,9	Р	ДВ
<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	1,3	5,5	СД	ДВ
<i>Folsomia quadrioculata</i>	0,8	3,4	СД	ВВ
<i>Folsomia manolachei</i>	11,7	49,4	ЕД	АК
<i>Isotomiella minor</i>	0,65	2,7	Р	ДВ
<i>Parisotoma notabilis</i>	2,55	10,8	Д	КВ
<i>Isotoma viridis</i>	0,25	1,1	Р	ВВ
<i>Isotomurus palustris</i>	0,55	2,3	Р	ВВ
<i>Tomocerina minuta</i>	0,7	3,0	Р	ДВ

Продовж. табл. 4.1

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>
<i>Tomocerus minor</i>	0,25	1,1	Р	ВВ
<i>Orchesella flavescens</i>	0,35	1,5	Р	ВВ
<i>Heteromurus nitidus</i>	0,1	0,4	СР	ВВ
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	0,25	1,1	Р	ВВ
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>	0,4	1,7	Р	ВВ
<i>Lepidocyrtus ruber</i>	0,2	0,8	СР	ВВ
<i>Pseudosinella alba</i>	0,2	0,8	СР	ВВ
<i>Pseudosinella horaki</i>	0,05	0,2	СР	ВВ
<i>Pseudosinella noseki</i>	0,05	0,2	СР	ВВ
<i>Megalothorax minimus</i>	0,6	2,5	Р	ВВ
<i>Sphaeridia pumilis</i>	1,05	4,4	СД	ДВ
<i>Sminthurinus aureus</i>	0,1	0,4	СР	ВВ
<i>Arrhopalites secundarius</i>	0,05	0,2	СР	ВВ
<i>Caprainea marginata</i>	0,35	1,5	Р	ВВ
<i>S (N)</i>	27 (9,48)			

Примітка. М – середня щільність на пробу (ос./250 см³), відносна чисельність (у % від загальної чисельності біотопного угруповання), КД – клас домінування, КЧТ – категорія частоти трапляння. S – загальна кількість видів, N – середня щільність на м² (у тис. ос.). Скорочені позначення класів домінування і категорій частоти трапляння як у розділі 3.2. Виділені напівжирним шрифтом та залиті сірим кольором характеристики доміантних, константних, абсолютно константних і другорядних видів (див. розділ 3.2).

За обсягом це відповідає рівню видового багатства колемболофаун добре вивчених типів заплавно-лісових ценозів на території помірного поясу Східної Європи. Зокрема, в заплавах широколистяних лісах південно-східної України відмічено 50 видів ногохвісток [15, 174], у заплаві дубові Передкарпаття 51 [67], а в заплаві вільховій дубові Чорноморського біосферного заповідника – 61 [52]. В середньому в стандартній ґрунтовій пробі (точкове α -різноманіття) фіксується 6,3 види при значному діапазоні варіювання цього показника (3-11 видів). Рівень диференціюючого β -різноманіття колембол дорівнює 3,3 одиниці та свідчить про контрастність внутрішньобіотопних умов.

Основу фауни в дослідженому біотопі складають представники родин Entomobryidae (8 видів) та Isotomidae (6) (табл. 4.1). Решта родин представлені 1-3 видами. Однак, за показником відносної чисельності ієрархія родин є зовсім іншою. Абсолютну першість утримують Isotomidae (69,6%), друге місце належить Tullbergiidae (8,2%), а третє – Entomobryidae (6,8%). Найбагатшими

родами є *Mesaphorura*, *Lepidocyrtus*, та *Pseudosinella*, які включають по 3 види кожен. Специфіка дослідженої фауни полягає в присутності таких гігрофільних колембол як *I. palustris*, *C. marginata*, *A. ellipsoids* та *L. ruber*.

За літературними даними відомо, що чисельність колембол у заплавно-лісових біотопах дуже залежить від режиму вологості едафотопу та тривалості періодів затоплення [15, 67]. Тому цей показник є дуже динамічним як у просторі, так і в часі. Середня щільність населення ногохвісток у дослідженому біотопі, загалом відповідає рівням чисельності встановленим для угруповань у подібних варіантах дубових лісів регіону (табл. 4.1) [149, 151]. Однак, її значення значно нижчі ніж у заплавних дібровах степової зони України [15, 52] та Передкарпаття [67], де максимально було зафіксовано близько 47 тис. ос./м². Для порівняння варто також зазначити, що в цілому цей показник для дослідженого біотопу є в кілька разів меншим ніж у мезофітних широколистяних лісах Європи [73, 202, 210, 211].

У заплавному дубово-в'язово-ясеневому лісі домінує 5 видів ногохвісток, що становить понад 18 % різноманіття дослідженої фауни (табл. 4.1). Виявлено по одному еудомінантному та домінантному виду, а також 3 субдомінантних, які сумарно складають близько 70% чисельності всього угруповання. Усі вони є еврибіонтними видами, що мають широкі ареали поширення. Ці види найчастіше домінують у різних типах лісових біотопів [143]. Порівняння з літературними даними [15, 52, 67, 121] показало, що в різних географічних варіантах заплавних лісів України склад домінантних видів дуже відрізняється, що може свідчити про локальні особливості екологічних умов. Решта видів є рідкісними, серед яких групу рецедентів складають 12, а субрецедентів – 10 таксонів.

Значення індексу Бергера-Паркера (= 0,49) вказує на високий рівень концентрації домінування найчисельнішим видом. Зокрема, на частку еудомінантного виду *F. manolachei* належить близько 50% чисельності біотопного угруповання колембол. Як свідчать літературні дані [207], такий розподіл, при якому в дослідженому угрупованні спостерігається невелика

кількість видів із великою чисельністю і значна частка малочисельних, що описується моделлю лог-ряду, характеризує середовище, в якому екологічні умови визначаються одним або небагатьма факторами в ролі лімітуючих. Очевидно, що в дослідженому біотопі таким лімітуючим фактором є вологість, значення якої різко змінюються протягом року.

За частотою трапляння у дослідженому біотопі домінують випадкові види (всього 20), які виявлені в менше ніж 25 % ґрунтових проб. Група другорядних видів представлена 5 формами, константних – 1 та абсолютно константних – 1. На основі отриманих даних можна говорити про спорадичне або локальне трапляння більшості видів у даному типі лісу.

За кількістю видів у спектрі життєвих форм ногохвісток переважають верхньопідстилкові і підстилково-ґрунтові біоморфи (табл. 4.2). Однак, за

Таблиця 4.2

**Представленість різних життєвих форм і біотопних груп колембол у
заплавному дубово-в'язово-ясеневому біотопі**

Показник	Життєві форми							Біотопні групи				
	ВП	НП	ПГ	ВГ	ГГ	а	н	е	лл	лс	лч	нв
S	8	3	7	3	4	1	1	10	5	7	3	2
% _S	29,6	11,1	25,9	11,1	14,8	3,7	3,7	37	18,5	25,9	11,1	7,4
% _M	11,4	14,9	55,7	3,5	10,7	1,5	2,3	79	5,9	9,9	2,1	3,1

Примітка. S – загальна кількість видів, %_S – частка від загального видового багатства, %_M – частка від загальної чисельності. *Життєві форми*: а – атмобіонтна, н – нейстонна, вп – верхньопідстилкова, нп – нижньопідстилкова, пг – підстилково-ґрунтова, вг – верхньоґрунтова, гг – глибокоґрунтова. *Біотопні групи*: е – евритопна, лл – лісо-лучна, лс – лісова, лч – лучна, нв – навколоводна.

показником відносної чисельності абсолютну першість займають підстилково-ґрунтові форми при відносно високій представленості підстилкових та глибокоґрунтових. Показовим для цього біотопу є присутність одного спеціалізованого нейстонного виду.

У складі дослідженого таксоцену колембол виявлено представників п'яťох біотопних комплексів видів за польовим гігропреферендумом

(еврибіонтів, гігрофілів, гігро-мезофілів, мезофілів та ксеро-мезофілів) та п'ятьох біотопних груп видів (табл. 4.1, 4.2, додаток А). За відносною чисельністю переважають еврибіонти (79 %). Однак, варто також наголосити на значній представленості гігро- та гігромезофільних видів, які разом складають близько 14 % від загальної чисельності угруповання. У спектрі біотопних груп за кількістю видів переважають евритопні та лісові таксони, але за відносною чисельністю абсолютна перевага належить лише евритопним колемболам (табл. 4.2). Специфіка дослідженого угруповання – високі частки ($%_S$ і $%_M$) групи навколоводних видів.

За критерієм спеціалізованості угруповань колембол, запропонованим Н.О. Кузнєцовою [71-73], досліджений таксоцен можна віднести до евритопного, оскільки жодна зі спеціалізованих груп (лісова, лучна) не досягає там 40 % від загальної чисельності. За даними інших спеціалістів відомо, що у заплавних дібровах можуть формуватися різні типи угруповань колембол. Зокрема, Ю.В. Цалан [152] виявив спеціалізоване лісове угруповання у подібних умовах, а І.Я. Капрусь [52] – евритопне.

Таким чином, досліджений таксоцен ногохвісток характеризується середнім видовим багатством, порівняно невисокою загальною чисельністю та високим рівнем концентрації домінування одним видом. В екологічній структурі дослідженого комплексу педобіонтів за польовим гігропреферендумом переважають еврибіонти, а серед біотопних груп – евритопні та лісові таксони. Специфіка угруповання колембол обумовлена значною представленістю гігрофільних навколоводних видів.

4.1.2 Субпанонські дубово-грабові ліси

Спеціальні дослідження колембол у субпанонських дубово-грабових лісах Закарпаття не проводились. Фрагментарну інформацію про фауну колембол напівприродних дубово-грабових лісів околиць м. Ужгорода можна знайти лише в праці С.І. Давидовича [31]. Нами вперше проведено детальне вивчення таксоцену колембол на двох ділянках такого типу лісових біотопів (табл. 4.3).

За матеріалами проведених досліджень виявлено 36 видів ногохвісток. В одноразовій серії з 20 ґрунтових проб стандартного розміру зафіксовано 24-28 видів, що відповідає показнику ценотичного α -різноманіття. Для порівняння зазначимо, що у мезофітних грабових дібровах широколистяно-лісової зони України на рівні ценотичного α -різноманіття відмічено 27-52 видів [43, 53], а в дібровах правобережного лісостепу – 16-48 [119, 121]. В середньому в одній ґрунтовій пробі зафіксовано 5,4 таксонів (межі варіювання показника 1-12). Показник внутрішньоценотичного β -різноманіття близький до значення зафіксованого в заплавному дубовому біотопі (3,9), міжценотичне β -різноманіття дорівнює 5,2 одиниць.

В таксономічній структурі фауни за кількістю видів переважають родини Tullbergiidae (7), Isotomidae (7) та Entomobryidae (6) (табл. 4.3). Найбагатші роди: *Mesaphorura* (6 видів), *Protaphorura* (4) і *Folsomia* (3). Однак, за показником відносної чисельності перше місце посідають Isotomidae (73%), друге - Tullbergiidae (12%), а третє - Entomobryidae (4,9%). Характерна особливість дослідженої лісової фауни – присутність у складі видової композиції кількох ксерорезистентних видів, які характерні для відкритого ландшафту (*P. sakatoi*, *D. xerophila*, *H. orientalis*).

Щільність колембол у дубово-грабових біотопах Закарпатської низовини коливається в діапазоні значень 7,3-16,6 тис. ос./м². Це приблизно відповідає значенням чисельності угруповань колембол у подібних варіантах лісових біотопів Прикарпаття і Подільської височини [67, 53] і дещо менше, ніж відмічено у грабових дібровах околиць м. Києва [119, 120].

Видовий склад і деякі характеристики колембол субпанонських дубово-грабових лісів

Вид	Видові характеристики					
	I		II		КД*	КЧТ*
	М	%	М	%		
1	2	3	4	5	6	7
<i>Ceratophysella denticulata</i>	0,35	1,9	0,1	0,3	Р	ВВ
<i>Willemia denisi</i>	0,05	0,3			СР	ВВ
<i>Friesea truncata</i>	0,05	0,3	0,1	0,3	СР	ВВ
<i>Pseudachorutes parvulus</i>			0,05	0,2	СР	ВВ
<i>Thaumanura carolii</i>	0,05	0,3			СР	ВВ
<i>Protaphorura armata</i>	0,4	2,2	1,2	4,0	Р	ВВ
<i>Protaphorura pannonica</i>			0,15	0,5	СР	ВВ
<i>Protaphorura sakatoi</i>			0,05	0,2	СР	ВВ
<i>Protaphorura subarmata</i>	0,1	0,5			СР	ВВ
<i>Doutnacia xerophila</i>			1,6	5,6	Р	ВВ
<i>Mesaphorura critica</i>	0,3	1,6			СР	ВВ
<i>Mesaphorura hylophila</i>			1,9	6,6	СД	ВВ
<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	0,25	1,4	2,1	7,1	СД	ВВ
<i>Mesaphorura rudolfi</i>	0,1	0,5			СР	ВВ
<i>Mesaphorura simoni</i>			0,05	0,2	СР	ВВ
<i>Mesaphorura sylvatica</i>			0,4	1,2	СР	ВВ
<i>Folsomia quadrioculata</i>			1,7	5,7	Р	ВВ
<i>Folsomia manolachei</i>	7,5	41,1	4,4	15,3	Д	АК
<i>Folsomia penicula</i>	2,35	12,9	1,15	4,0	Д	ДВ
<i>Hemisotoma orientalis</i>			0,05	1,2	СР	ВВ
<i>Isotomiella minor</i>	0,2	1,1	1,1	3,7	Р	ДВ
<i>Parisotoma notabilis</i>	4,4	24,1	9,8	34,4	Д	АК
<i>Desoria tigrina</i>	0,3	1,6			СР	ВВ
<i>Tomocerina minuta</i>	0,05	0,3	0,15	0,5	СР	ВВ
<i>Orchesella cincta</i>			0,1	0,4	СР	ВВ
<i>Orchesella flavescens</i>	0,15	0,8	0,1	0,4	СР	ВВ
<i>Entomobrya puncteola</i>			0,05	0,2	СР	ВВ
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	0,3	1,6	0,05	0,2	СР	ВВ
<i>Pseudosinella alba</i>	0,05	0,3	0,05	0,2	СР	ВВ
<i>Pseudosinella horaki</i>	0,6	3,3	0,45	1,6	Р	ДВ
<i>Megalothorax minimus</i>	0,45	2,5	0,35	1,2	Р	ДВ
<i>Sphaeridia pumilis</i>	0,1	0,5	0,35	1,2	СР	ВВ
<i>Sminthurinus aureus</i>	0,05	0,3	0,85	3,0	Р	ВВ
<i>Sminthurinus elegans</i>			0,4	1,4	СР	ВВ
<i>Pygmarrhopalites secundarius</i>	0,05	0,3			СР	ВВ

Продовж. табл. 4.3

<i>I</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>
<i>Sminthurus maculatus</i>	0,05	0,3			CP	BB
<i>S (N)</i>	36 (14,5)					

Примітка. Біотопи: I - урочище «Нодь Ердо» біля м. Берегове, II – 20 км на південний схід від міста Ужгород. Решта умовних позначень як у табл. 4.1

* – за узагальненими даними по обох біотопах I і II.

На основі отриманих даних встановлено, що до кола масових таксонів ногохвісток (еудомінантів, домінантів, субдомінантів) входить 10 видів (табл. 4.3). Причому, їхній склад у двох досліджених варіантах дубово-грабових біотопів мало перекривається. Виявлено всього три спільних домінанти, решта сім є специфічними для конкретних умов. Спільні домінантні види є еврибіонтами, що мають широку екологічну валентність, тоді як специфічні - очевидно мають певні екологічні обмеження і можуть населяти лише локальні біотопи. Серед кола масових форм виявлено по одному еудомінантному виду, 1-2 домінантних і 1-7 субдомінантних. Домінантні форми належать переважно до родин Isotomidae (5 видів) і Tullbergiidae (3). Подібні результати отримали І.Я. Капрусь [43, 53] і М.В. Тарашук [119-121], досліджуючи склад домінантних видів у регіональних варіантах дубово-грабових лісів Розточчя, Прикарпаття, Західного Поділля і Придніпровської височини.

Масові таксони колембол сумарно складають 81,4-86,4 % від загальної чисельності конкретного угруповання. У досліджених біотопах, як і в заплавної діброві, відмічено високі рівні концентрації домінування окремими видами. Такими супердомінантами, на частку яких належить більше, ніж третина чисельності всього угруповання, є *F. manolachei* та *P. notabilis*. Це евритопні види з космополітними або голарктичними ареалами. Решта 19-20 видів є рецедентними або субрецедентними (табл. 4.3).

Еудомінантні види колембол належать до групи абсолютно константних, які виявлені в більше ніж 75 % ґрунтових проб (табл. 4.3). Чотири домінанти за

частотою трапляння утворюють групу другорядних форм, а всі інші є випадковими за цим показником.

Аналіз біоморфної структури дослідженого таксоцену ногохвісток показав, що за відносним видовим багатством домінують представники глибокогрунтової і верхньопідстилкової життєвих форм на фоні високих показників представленості всіх інших еколого-адаптивних груп (табл. 4.4).

Таблиця 4.4

Представленість різних життєвих форм і біотопних груп колембол у субпанонських дубово-грабових біотопах

Показник	Життєві форми							Біотопні групи				
	ВП	НП	ПГ	ВГ	ГГ	а	к	е	лл	лс	лч	лчс
S	8	3	6	5	9	4	1	10	5	12	2	7
% _S	22,2	8,3	16,7	13,9	25	11,1	2,8	27,8	13,9	33,3	5,6	19,4
% _M	6,5	16,7	41,7	6,2	14,3	1,1	0,2	69	6,7	16	2,8	5,9

Примітка. Умовні позначення як у табл. 4.2.

Однак, за індексом відносної чисельності різних біоморф у складі дослідженого таксоцену переважають групи нижньопідстилкових і підстилково-грунтових колембол. Представники групи поверхневих життєвих форм колембол (атмобіонтні, нейстонні, кортицикольні) мають порівняно невисокі кількісні частки в угрупованнях. Встановлені особливості спектру життєвих форм є загалом типовими для більшості лісових біотопів у зв'язку з добре розвиненим шаром підстилки [15, 52, 53, 119, 152, 147].

В структурі екологічного спектру дослідженого таксоцену, порівняно з заплавною дібровою, зафіксовано збільшення кількості ксерорезистентних таксонів за рахунок зменшення гігрофільних. Зокрема, за польовим гігропреферендумом переважає комплекс еврибіонтів (10 видів, 69% від загальної чисельності) (табл. 4.4). Крім цього, встановлено 9 представників ксерорезистентного і ксеро-мезофільного комплексів (сумарно 6,2 % від загальної чисельності). У заплавній діброві їх 2 (1,5 % чисельності). Натомість у дубово-грабовому лісі виявлено 1 вид з гігрофільного комплексу (3,3%

чисельності), а в заплавної діброві відповідно 5 і 7,1 %. Мезофільний комплекс видів представлений 11 видами (13,6 % чисельності).

У спектрі біотопних груп дослідженого таксоцену колембол переважають евритопні та лісові види (табл. 4.4). Особливістю екологічної структури є порівняно висока питома частка (як за відносною кількістю видів, так і чисельністю) лучно-степових таксонів, що свідчить про порівняно низький рівень вологості в даному едафотопі. За критерієм спеціалізованості угруповань Н.О. Кузнєцової [73] досліджений таксоцен можна віднести до евритопного.

Отже, угруповання колембол субпанонського дубово-грабового лісу характеризується високими показниками таксономічного різноманіття і чисельності, олігодомінантним складом видів та еудомінантністю. За набором видів і спектром життєвих форм досліджена фауна є типово лісовою. Специфіка її обумовлена присутністю 20 % лучно-степових форм, які складають близько 6 % від загальної чисельності біотопного угруповання. У спектрі біотопних груп колембол відмічено високу представленість еврибіонтних, мезофільних і ксерорезистентних видів.

4.1.3 Паннонські ксеротермні дубові ліси

Ксеротермні ліси на Закарпатській низовині трапляються на найсухіших, добре прогрітих схилах південної експозиції вулканічних горбів [64]. Спеціальні дослідження угруповань колембол в цьому типі дубових біотопів Закарпаття не проводились. У літературі можна знайти лише інформацію про біотопні комплекси ногохвісток термофільних дубових лісів сусідньої Словаччини [203]. Населення колембол паннонських ксеротермних дібров Закарпаття були досліджені на модельній ділянці заказника «Чорна гора» поблизу м. Виноградів.

В результаті збирання матеріалу кількісними і якісними методами у весняний і літній сезони виявлено сумарно 67 видів ногохвісток (табл. 4.5). Подібний показник загального видового багатства колембол (68 видів) отримав М. Ковач з співавторами [203], але для трьох віддалених ділянок термофільного дубового лісу Словаччини. Причому 40 видів ногохвісток з Чорної гори не виявлено у дослідженій цим автором лісовій фауні. У весняний період на рівні ценотичного α -різноманіття (серія з 20 ґрунтових проб) виявлено 25 видів, в осінній - 31. В середньому в одній ґрунтовій пробі зафіксовано 5,2 таксонів з діапазоном варіювання цього показника від 2 до 11. Показник внутрішньоценотичного β -різноманіття дорівнює 3,5 одиниць.

За кількістю видів переважають родини Neanuridae (12), Нурогаструридає (11), Ісотомідає (9), Ентомобрідає (8) і Онучіурідає (7). Найбагатші роди *Pseudachorutes* і *Mesaphorura* (по 4 види кожен), а також *Ceratophysella*, *Xenylla*, *Protaphorura*, *Orchesella* і *Lepidocyrtus* (по 3 види кожен). Така представленість основних за видовим багатством родин і родів значно відрізняє фауну дослідженої діброви від фаун двох попередніх типів дубових біотопів і свідчить про специфічність її таксономічної структури. Цікаво, що подібні пропорції таксонів надвидового рівня у складі термофільної лісової фауни отримали словацькі спеціалісти [203]. Специфіка фауни колембол досліджених ксеротермних дібров полягає в присутності ксерорезистентних видів відкритого

**Видовий склад і деякі характеристики колембол паннонських
ксеротермних дубових лісів**

Вид	Видові характеристики				
	М	%	КД	КЧТ	S _q
<i>I</i>	2	3	4	5	6
<i>Hypogastrura socialis</i>					+
<i>Ceratophysella luteospina</i>					+
<i>Ceratophysella silvatica</i>					+
<i>Ceratophysella mosquensis</i>	6,1	8,7	СД	ДВ	
<i>Microgastrura duodecimoculata</i>					+
<i>Choreutinula inermis</i>					+
<i>Xenylla boernerii</i>	0,7	0,9	СР	ВВ	
<i>Xenylla unisetata</i>					+
<i>Xenylla brevisimilis brevisimilis</i>	0,05	0,1	СР	ВВ	
<i>Willemia anophthalma</i>					+
<i>Willemia virae</i>	0,05	0,1	СР	ВВ	
<i>Superodontella lamellifera</i>	0,1	0,1	СР	ВВ	
<i>Superodontella multisensillata</i>	0,2	0,3	СР	ВВ	
<i>Brachystomella parvula</i>	0,05	0,1	СР	ВВ	
<i>Friesea truncata</i>	0,1	0,1	СР	ВВ	
<i>Friesea mirabilis</i>					+
<i>Pseudachorutes parvulus</i>	0,1	0,1	СР	ВВ	
<i>Pseudachorutes vasylii</i>	0,2	0,2	СР	ВВ	
<i>Pseudachorutes corticicolus</i>					+
<i>Pseudachorutes subcrassus</i>					+
<i>Anurida carpatica</i>	0,1	0,1	СР	ВВ	
<i>Neanura muscorum</i>					+
<i>Neanura minuta</i>					+
<i>Deutonura albella</i>	0,2	0,2	СР	ВВ	
<i>Deutonura stachi</i>	0,3	0,4	СР	ВВ	
<i>Thaumanura carolii</i>					+
<i>Kalaphorura paradoxa</i>					+
<i>Heteraphorura carpatica</i>					+
<i>Protaphorura armata</i>					+
<i>Protaphorura campata</i>					+
<i>Protaphorura saltuaria</i>					+

Продовж. табл. 4.5

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>
<i>Deuteraphorura frassassii</i>	0,3	0,5	CP	BB	
<i>Onychiuroides igori</i>					+
<i>Doutnacia xerophila</i>	0,6	0,9	CP	ДВ	
<i>Mesaphorura floriae</i>	0,1	0,1	CP	BB	
<i>Mesaphorura hylophila</i>	0,3	0,4	CP	BB	
<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	0,7	1,0	CP	BB	
<i>Mesaphorura yosii</i>					+
<i>Subisotoma pomorskii</i>					+
<i>Proisotoma minima</i>					+
<i>Folsomia manolachei</i>	34,1	48,1	ЕД	АК	
<i>Folsomia penicula</i>	8,6	12,2	Д	ДВ	
<i>Isotomiella minor</i>	1,5	2,1			
<i>Parisotoma notabilis</i>	2,9	4,1	СД	КВ	
<i>Desoria propinqua</i>					+
<i>Isotoma anglicana</i>	0,1	0,1	CP	BB	
<i>Isotomurus stepposus</i>	0,1	0,2	CP	BB	
<i>Oncopodura crassicornis</i>	2,5	3,5	СД	BB	
<i>Tomocerus minor</i>					+
<i>Tomocerina minuta</i>	0,1	0,2	CP	BB	
<i>Orchesella flavescens</i>	0,3	0,4	CP	BB	
<i>Orchesella bifasciata</i>	0,2	0,3	CP	BB	
<i>Orchesella orientalis</i>	0,1	0,1	CP	BB	
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i>	0,9	1,3	Р	ДВ	
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	0,9	1,3	Р	ДВ	
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>					+
<i>Pseudosinella horaki</i>	4,5	6,4	СД	ДВ	
<i>Pseudosinella noseki</i>	0,1	0,2	CP	BB	
<i>Megalothorax minimus</i>					+
<i>Sphaeridia pumilis</i>	0,1	0,2	CP	BB	
<i>Sminthurinus aureus</i>	0,9	1,3	Р	BB	
<i>Sminthurinus elegans</i>	2,4	3,3	СД	BB	
<i>Pygmarrhopalites secundarius</i>					+
<i>Pygmarrhopalites terricola</i>	0,4	0,6	CP	BB	
<i>Lipothrix lubbocki</i>	0,1	0,1	CP	BB	
<i>Ptenothrix setosa</i>					+
<i>Allacma fusca</i>					+
<i>S (N)</i>	<i>67 (9,8)</i>				

Примітка. Умовні позначення як у табл. 4.1. S_q – види, які виявлені якісними методами досліджень.

ландшафту та монтанних таксонів, пов'язаних з горами Європи, які рідко проникають у рівнинні ліси. Першу групу утворюють *X. uniseta*, *D. xerophila*, *I. steposus*, *O. orientalis* та ін. (всього 6 форм). До другої належать *P. vasylii*, *H. carpatica*, *A. carpatica*, *K. paradoxa*, *P. saltuaria* та ін. На нашу думку, присутність у дослідженій фауні багатьох гірсько-карпатських видів пов'язана з близьким розташуванням дубового біотопу до карпатської бучини на Чорній горі.

У даному біотопі зафіксовано порівняно низькі показники щільності колембол: 6,1 тис. ос./м² весною, та 13,4 тис. ос./м² осінню. Її значення є дещо вищим у сухих дібровах Словацького Карсту (12,9-16,7 тис. ос./м²) [203].

У ксеротермних дубових лісах Закарпаття виявлено 7 масових видів, серед яких 1 еудомінантний, 1 домінантний і 5 субдомінантних (табл. 4.5). Окрім таких традиційних домінантів для лісових біотопів регіону, як *F. manolachei*, *P. notabilis*, *F. penicula* та *P. horaki*, у складі даного таксоцену виявлені специфічні домінанти *S. elegans*, *O. crassicornis*, *C. mosquensis*, що не характерні для лісів. Частка масових видів у таксоцені складає 86,3 % від загальної чисельності. Рецедентними і субрецедентними є 30 видів.

Більшість масових видів колембол за індексом трапляння є другорядними видами (табл. 4.5). Відмічено лише по одному абсолютно константному і константному виду. Подібний розподіл за частотою трапляння конкретних видів колембол у словацьких дібровах наводить М. Ковач з колегами [203].

У спектрі життєвих форм ногохвісток даного біотопу за відносним видовим багатством і чисельністю переважають верхньопідстилкові й підстилково-грунтові форми колембол (табл. 4.6). Відмічено також досить високу частку видового багатства й чисельності групи ґрунтових біоморф.

**Представленість різних життєвих форм і біотопних груп колембол у
паннонських ксеротермних дубових біотопах**

Показ- -ник	Життєві форми							Біотопні групи						
	ВП	НП	ПГ	ВГ	ГГ	а	к	е	лл	лс	лч	лчс	с	лчб
S	13	3	7	4	5	3	3	10	6	12	2	6	1	1
% _S	34,2	7,9	18,4	10,5	13,2	7,9	7,9	26,3	15,8	31,6	5,3	15,8	2,6	2,6
% _M	16,9	4,5	67,7	6,3	2,5	0,9	1,2	76,7	2,6	14,2	0,9	4,5	0,7	0,4

Примітка. Умовні позначення як у табл. 4.2.

Варто наголосити на помітній участі в таксоцені кортицикольних видів колембол.

Аналіз екологічного спектру показав, що у ксеротермних варіантах дібров зберігаються типові для дубових лісів пропорції груп гігропреферендуму та біотопних груп колембол (табл. 4.6). Тобто, за представленістю у таксоцені переважають комплекси еврибіонтних, мезофільних та ксерорезистентних видів, а серед біотопних груп - евритопні та лісові форми. Специфіка таксоцену обумовлена порівняно високою часткою лучно-степових видів колембол і присутністю однієї степової форми *Isotomurus stepposus*. За критерієм спеціалізованості угруповань Н.О. Кузнецової досліджений таксоцен можна віднести до евритопного.

На основі викладеного вище можна зробити висновок, що угруповання колембол паннонського ксеротермного дубового лісу характеризується найвищим показником таксономічного різноманіття, середнім для лісових біотопів рівнем щільності, олігодомінантним складом видів та еудомінантністю. В дослідженому таксоцені виявлено унікальні для паннонських дібров види ногохвісток з аридними південно-європейськими ареалами. За набором видів і спектром життєвих форм досліджена фауна є типово лісовою зі значною участю комплексу ксерорезистентних форм. Специфіка її обумовлена присутністю близько 16 % лучно-степових видів і 3 % степових. Досліджений таксоцен ногохвісток, як і інші його варіанти в дібровах Закарпаття, належить до евритопного типу

4.2 Таксоцен колембол ксеротермних субпаннонських чагарників

Даний тип біотопів досі не був досліджений на предмет колембол не тільки на Закарпатті, але й у Європі. За матеріалами проведених досліджень в заказнику «Чорна гора» загалом виявлено 54 види ногохвісток (табл. 4.7). У весняний період на рівні ценотичного α -різноманіття (серія з 20 ґрунтових проб) виявлено 29 видів, осінній - 35. В середньому в одній ґрунтовій пробі зафіксовано всього 5,7 таксонів з діапазоном варіювання цього показника від 3 до 10. Показник внутрішньоценотичного β -різноманіття дорівнює 2,6 одиниць.

В таксономічній структурі таксоцену за видовим багатством переважають Entomobryidae (11), Isotomidae (7) і Tullbergiidae (6) (табл. 4.7). Родини Нурогаструридає, Нейануридає і Онючіуридає представлені 4-5 видами. Відмічено також високу частку видового різноманіття колембол з ряду Symphypleona (12,9 % від загального видового багатства). Найбагатшими родами є *Mesaphorura*, *Folsomia* і *Orchesella* (по 4 види кожен). Трьома видами представлені роди *Lepidocyrtus*, *Superodontella* і *Xenylla*.

Такі кількісні пропорції родин і родів у таксономічній структурі фауни колембол вирізняють даний чагарниковий біотоп серед усіх досліджених дубових лісів. Специфіка його фауни обумовлена насамперед високим видовим багатством у родах *Orchesella* і *Superodontella*, які у лісових біотопах представлені поодинокими видами [53]. Крім того, в складі дослідженої фауни виявлені ряд таких ксерорезистентних форм відкритого ландшафту, як *S. lubbocki*, *D. xerophila*, *H. major*, *I. steposus*, *B. arvalis*, *O. orientalis*, *L. paradoxus*, що рідко проникають у ліси [15, 53, 121].

Незважаючи на межування даного біотопу з паннонською ксеротермною дібровою, тут виявлено всього 2 карпатських види (*P. vasylii* і *T. minuta*). Це, напевно, пов'язано з посушливими умовами чагарникового едафотопу, де спостерігаються різкіші коливання температури і вологості, ніж у дубовому лісі.

У субпаннонському чагарниковому біотопі, як і паннонській ксеротермній

Таблиця 4.7

**Видовий склад і деякі характеристики колембол ксеротермних
субпаннонських чагарників**

Вид	Видові характеристики					
	Березень 2009		Листопад 2012		КД*	КЧТ*
	М	%	М	%		
1	2	3	4	5	6	7
<i>Ceratophysella mosquensis</i>			6,3	5,5	Р	КВ
<i>Willemia virae</i>			0,1	0,1	СР	ВВ
<i>Xenylla boernerii</i>			1,3	1,1	СР	ВВ
<i>Xenylla brevisimilis brevisimilis</i>			0,1	0,1	СР	ВВ
<i>Xenylla corticalis</i>	1,3	3,9			Р	ВВ
<i>Superodontella lamellifera</i>			0,2	0,2	СР	ВВ
<i>Superodontella andrzejii</i>			0,4	0,4	СР	ВВ
<i>Superodontella montemaceli</i>	0,07	0,2			СР	ВВ
<i>Deutonura albella</i>	0,07	0,2	0,3	0,2	СР	ВВ
<i>Pseudachorutes vasylii</i>			0,3	0,2	СР	ВВ
<i>Pseudachorutes parvulus</i>			0,2	0,2	СР	ВВ
<i>Micranurida pygmaea</i>	0,07	0,2			СР	ВВ
<i>Protaphorura armata</i>	0,5	1,6			СР	ВВ
<i>Protaphorura pannonica</i>	0,07	0,2			СР	ВВ
<i>Thalassaphorura encarpata</i>	0,07	0,2			СР	ВВ
<i>Deuteraphorura frassassii</i>			0,5	0,4	СР	ВВ
<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	1	3,2	0,1	0,1	Р	ВВ
<i>Mesaphorura hylophila</i>	0,5	1,6	0,1	0,1	СР	ВВ
<i>Mesaphorura critica</i>			0,2	0,2	СР	ВВ
<i>Mesaphorura florum</i>			0,2	0,2	СР	ВВ
<i>Doutnacia xerophila</i>			0,9	0,8	СР	ВВ
<i>Stenaphorura lubbocki</i>	0,07	0,2			СР	ВВ
<i>Folsomia manolachei</i>	14,1	43,5	50,1	44,8	ЕД	АК
<i>Folsomia quadrioculata</i>	0,07	0,2			СР	ВВ
<i>Folsomia penicula</i>			11,8	10,4	СД	ДВ
<i>Folsomia candida</i>	0,3	0,8			СР	ВВ
<i>Parisotoma notabilis</i>	3,4	10,3	7,0	6,2	СД	КВ
<i>Isotomiella minor</i>	2,7	8,4	2,8	2,5	СД	КВ
<i>Isotomurus steposus</i>			0,3	0,2	РС	ВВ
<i>Oncopodura crassicornis</i>			3,3	3,0	Р	ВВ
<i>Tomocerina minuta</i>			0,3	0,2	СР	ВВ
<i>Tomocerus minor</i>	0,1	0,4			СР	ВВ
<i>Pogonognathellus flavescens</i>	0,1	0,4			СР	ВВ
<i>Orchesella flavescens</i>			0,5	0,5	СР	ВВ
<i>Orchesella orientalis</i>			0,4	0,4	СР	ВВ

Продовж. табл. 4.7

1	2	3	4	5	6	7
<i>Orchesella bifasciata</i>			0,4	0,4	CP	BB
<i>Orchesella cincta</i>	0,1	0,4			CP	BB
<i>Heteromurus major</i>	0,07	0,2			CP	BB
<i>Heteromurus nitidus</i>			0,2	0,2	CP	BB
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	0,07	0,2	4,6	4,1	P	ДВ
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i>			1,8	1,6	CP	ДВ
<i>Lepidocyrtus paradoxus</i>	0,07	0,2			CP	BB
<i>Pseudosinella noseki</i>			0,2	0,2	CP	BB
<i>Pseudosinella horaki</i>	2,8	8,6	6,9	6,1	CD	KB
<i>Megalothorax minimus</i>	0,3	0,8			CP	BB
<i>Pygmarrhopalites terricola</i>	0,2	0,6	0,8	0,7	CP	BB
<i>Sphaeridia pumilis</i>	0,5	1,4	2,4	2,1	P	ДВ
<i>Sminthurinus aureus</i>	1,7	5,3	1,6	1,4	CD	KB
<i>Sminthurinus elegans</i>	2,1	6,4	5,8	5,1	CD	ДВ
<i>Lipithrix lubbocki</i>			0,1	0,1	CP	BB
<i>Caprainea marginata</i>	0,07	0,2			CP	BB
<i>Bourletiella arvalis</i>	0,07	0,2			CP	BB
<i>S (N)</i>	29 (6,5)		35 (11,3)			

Примітка. Умовні позначення як у табл. 4.1. * – за узагальненими даними по 2009 і 2012 роках.

діброві, зафіксовано порівняно низькі показники щільності колембол: 6,5 тис. ос./м² весною, та 11,3 тис. ос./м² восени.

У результаті проведених досліджень встановлено, що до кола масових входить 11 видів (табл. 4.7). Серед них, за узагальненими даними, 1 еудомінантний і 6 субдомінантів. Причому їхній склад весною і восени помітно відрізняється. Спільними домінантами були еврибіонтні *F. manolachei* та *P. notabilis*, лісовий *P. horaki* і лучний *S. elegans*. Решта масових видів домінували в окремі сезони року. Серед специфічних домінантів можна назвати *X. corticalis*, *C. mosquensis*, *M. macrochaeta* і *S. aureus*, які рідко присутні або не виявлені в складі кількісного ядра досліджених типів біотопів на території України [15, 53, 114, 121, 152]. Середня частка масових видів у таксоцені за два періоди збирання матеріалу становить 79,5 % від загальної чисельності. Рецедентними та субрецедентними в різні сезони є 21-28 видів з відносною чисельністю 10,4-17,9 %.

За індексом трапляння масові колемболи є константними або другорядними видами (табл. 4.7), які виявлені в 25-75 % ґрунтових проб. Виявлено також 1 абсолютно константний вид ногохвісток, який був еудомінантом у різні сезони року.

У спектрі життєвих форм ногохвісток даного біотопу, як і ксеротермної діброви паннонського типу за відносним видовим багатством і чисельністю переважають верхньопідстилкові й підстилково-ґрунтові форми колембол, частка яких за видовим різноманіттям складає 40,7 %, а за чисельністю 75,2 % (табл. 4.8). Відмічено також досить велику частку видового багатства й чисельності групи верхньоґрунтових біоморф. Специфіка спектру життєвих форм обумовлена високим рівнем представленості кортицикольних видів колембол, резистентних до сухості й високих температур. Їх відносна чисельність у даному біотопі є у 2-2,5 рази більшою, ніж у досліджених дубових лісах.

Аналіз екологічного спектру показав, що в таксоцені ногохвісток чагарникового біотопу присутні усі комплекси видів за гігропреферендумом від гігрофільного до ксерорезистентного поряд з еврибіонтним. Серед них найбільшу частку чисельності мають представники еврибіонтної (67,4%) та мезофільної (16,1%) груп видів. Ксерорезистентні та ксеро-мезофільні форми сумарно складають 4,7 % чисельності таксоцену колембол.

Аналіз співвідношення представників різних біотопних груп ногохвісток у дослідженому біотопі показав, що за відносним видовим багатством і чисельністю переважають евритопні та лісові форми (табл. 4.8). Специфіка таксоцену обумовлена високою сумарною часткою лучно-степових, степових, лучних і лісо-лучних видів колембол, які разом складають 46,4 % видового багатства і 19,2 % чисельності дослідженого таксоцену. Це зближує його з лучно-степовими й лучними комплексами колембол широколистянолісової та лісостепової зон [51, 53]. Для порівняння зазначимо, що в ксеротермній діброві

**Представленість різних життєвих форм і біотопних груп колембол у
ксеротермних субпаннонських чагарниках**

Показ- -ник	Життєві форми							Біотопні групи						
	ВП	НП	ПГ	ВГ	ГГ	а	к	е	лл	лс	лч	лчс	с	лчб
S	12	6	10	9	7	6	4	11	10	17	3	11	1	1
% _S	22,2	11,1	18,5	16,7	12,9	11,1	7,4	20,4	18,5	31,5	5,6	20,4	1,9	1,9
% _M	17,1	9	58,1	8,7	3,4	1	2,7	67,4	8,7	10,6	8,5	1,9	0,1	2,8

Примітка. Умовні позначення як у табл. 4.2.

на Чорній горі ці показники є значно нижчими (відповідно 39,5 і 8,7 %) ніж у чагарниковому біотопі. За критерієм спеціалізованості угруповань Н.О. Кузнецової досліджений таксоцен можна віднести до евритопного типу, як і три попередні лісові таксоцени.

Таким чином, населення колембол ксеротермного субпаннонського чагарникового біотопу характеризується середнім рівнем видового різноманіття, низькою щільністю, еудомінантністю, а також переважанням верхньопідстилкових і підстилково-грунтових форм у спектрах життєвих форм. За набором видів досліджений таксоцен є змішаного типу, оскільки в ньому переважають як представники з групи лісових колембол, так і груп відкритого ландшафту. Специфіка фауни обумовлена присутністю близько 20 % лучно-степових видів. Чагарниковий таксоцен ногохвісток, як і лісові, належить до евритопного типу.

4.3 Таксоцен колембол лучних біотопів

Фауна і населення колембол лучних ценозів як Східної Європи, так і України зокрема, досліджені все-ще недостатньо з огляду на велике різноманіття цих фітоугруповань та антропогенне походження більшості з них. У літературі можна знайти інформацію про населення ногохвісток заплавних лук басейну верхнього Дністра [67], р. Верещиці [44, 138, 194] та нижньої течії р. Дніпра [52], урбанізованих варіантів лук м. Львова і м. Кам'янець-Подільського [46, 218], окремих ділянок остепнених лук на Кримській яйлі [58], в південно-східній частині України [114] та в Західному Поділлі [43], гігро-мезофітних лук Придніпровської височини [121, 123], Волинського Полісся [57], а також альпійських і субальпійських лук Українських Карпат [47, 54, 208].

Незважаючи на велику кількість публікацій по вивченню населення колембол лучних біотопів в Україні, вони часто носять фрагментарний характер. Крім того, значна частина опублікованих даних важко піддається порівняльному аналізу в зв'язку з різними методами вивчення колембол та обсягом відібраних ґрунтових проб, а також розташуванням досліджених лук у межах різних природних зон.

Лише в останній час І.Я. Капрусь [53, 59] зробив вдалу спробу порівняльного дослідження населення колембол у лучних біотопах різних природних зон України, застосувавши градієнтний підхід. На основі наявних літературних даних можна зробити деякі узагальнюючі висновки про особливості таксоцену колембол у лучних біотопах:

- 1) лучні таксоцени колембол характеризуються широким діапазоном варіювання чисельності, який залежить від гідротермічних умов едафотопу;
- 2) їм характерні високі рівні загального таксономічного багатства ногохвісток у конкретних умовах, яке позитивно скорельоване з показником вологості ґрунту;
- 3) кількісне ядро населення колембол на луках утворюють види відкрито-

го ландшафту (лучні, степові, лучно-степові) поряд з еврибіонтними формами. Склад домінуючих видів ногохвісток залежить від розташування лучних угруповань на території конкретних широтних зон і їх межування з іншими типами біотопів;

4) у спектрі біотопних груп таксоцену за видовим багатством і чисельністю переважають спеціалізовані до даного типу природних умов та близькі до них за екологічними перевагами види колембол (лучні, лісо-лучні, лучно-степові, лучно-болотні). В спектрі життєвих форм відмічено найбільшу частку верхньо- та нижньопідстилкових біоморф. Представленість поверхневих форм (нейстонних, кортицикольних, атмобіонтних) залежить від типу лучних біотопів;

5) для урбанізованих варіантів лучних біотопів характерні низькі значення видового багатства й чисельності таксоценів ногохвісток, зростання числа компостних форм, слабка структурованість населення, високий рівень домінування окремих видів, а також флуктуаційний характер сезонної динаміки параметрів різноманіття.

Спеціальні дослідження колембол у лучних біотопах Закарпатської низовини досі не проводилися. Попередні результати проведеної роботи були опубліковані нами раніше [27].

4.3.1. Субпаннонські лучні степи

Населення колембол лучних степів Закарпаття досі не досліджувалося. В літературі можна знайти лише інформацію про лучно-степові угруповання лісостепової та широколистяно-лісової зон України і Середнього Поволжя [44, 53, 121, 155].

В результаті проведених досліджень виявлено 59 видів колембол (табл. 4.9). У весняний період на рівні ценотичного α -різноманіття виявлено 30-36 видів, в осінній - 20. Ємність середовища для колембол у цьому біотопі так само мала, як і в інших сухих едафотопах Закарпаття. В середньому в одній ґрунтовій пробі стандартного розміру зафіксовано 5,6 таксонів з діапазоном варіювання цього показника від 2 до 11. Показник внутрішньоценотичного β -різноманіття для лучно-степового таксоцену дорівнює 9,5 одиниць, що вказує на велику контрастність внутрішньобіотопних умов для колембол.

Аналіз таксономічної структури дослідженої колемболофауни показав, що за видовим багатством переважають Isotomidae (14) Entomobryidae (11), і Tullbergiidae (10) (табл. 4.9). Решта родин представлено 1-4 видами. Лучно-степовий таксоцен характеризується малою кількістю видів з родин Neanuridae та Odontellidae, які в лісових і чагарникових біотопах представлені більшим числом таксонів. Натомість, у дослідженій фауні відмічено рекордно високий показник представленості колембол з ряду Symphypleona (близько 17 % від загального видового багатства). Найбагатшими за кількістю видів родами є *Mesaphorura* (6), *Folsomia* і *Orchesella* (по 4 види кожен), а також *Protaphorura*, *Lepidocyrtus*, *Pseudosinella* і *Sminthurinus* (по 3). Таке кількісне співвідношення між родинами та представленість окремих родів загалом характерні для лучно-степових біотопів України [53, 1212].

Специфіка дослідженої фауни обумовлена, з одного боку, групою таких ксерорезистентних видів як *X. maritima*, *X. unisetata*, *D. xerophila*, *P. sakatoi*, *F. marchicus*, *I. productus*, *I. steposus*, *O. multifasciata*, *H. thermophila*, *P. octopunctata*, що надають перевагу відкритим оселищам, з іншого – групою

Таблиця 4.9

Видовий склад і деякі характеристики колембол субпанонських лучно-степових біотопів

Вид	Видові характеристики							
	Квітень 2008		Березень 2009		Листопад 2012		КД*	КЧТ*
	М	%	М	%	М	%		
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Willemia intermedia</i>	0,05	0,3					СР	ВВ
<i>Xenylla uniseta</i>					13,3	21,7	СД	ДВ
<i>Xenylla maritima</i>					0,4	0,5	СР	ВВ
<i>Choreutinula inermis</i>			0,5	0,6			СР	ВВ
<i>Superodontella multisensillata</i>			0,1	0,2			СР	ВВ
<i>Brachystomella parvula</i>	0,2	1,2	2,4	3,0			Р	ДВ
<i>Deutonura albella</i>			0,06	0,1			СР	ВВ
<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	0,4	2,5	3,5	4,3	1,2	2,0	Р	ДВ
<i>Mesaphorura hylophila</i>	0,8	4,6					Р	ВВ
<i>Mesaphorura critica</i>	0,4	2,5	4,3	5,2	0,5	0,9	Р	ДВ
<i>Mesaphorura florae</i>	0,5	2,8	2,6	3,3			Р	ВВ
<i>Mesaphorura rudolfi</i>	0,2	1,2					СР	ВВ
<i>Mesaphorura yosii</i>	0,05	0,3					СР	ВВ
<i>Doutnacia xerophila</i>	2,9	17,7	0,7	0,9			СД	ВВ
<i>Javania weinerae</i>					0,06	0,1	СР	ВВ
<i>Stenaphorura lubbocki</i>	0,1	0,6			0,1	0,2	СР	ВВ
<i>Metaphorura affinis</i>	0,2	1,2					СР	ВВ
<i>Protaphorura armata</i>	0,4	2,5					СР	ВВ
<i>Protaphorura subarmata</i>			0,2	0,2			СР	ВВ
<i>Protaphorura sakatoi</i>			0,4	0,5	0,4	0,5	СР	ВВ
<i>Folsomides marchicus</i>					17	27,7	СД	ДВ
<i>Folsomia manolachei</i>	0,6	3,4	1,3	1,5			Р	ВВ
<i>Folsomia quadrioculata</i>	0,05	0,3					СР	ВВ
<i>Folsomia penicula</i>	0,05	0,3					СР	ВВ
<i>Folsomia candida</i>	0,05	0,3	1	1,23			СР	ВВ
<i>Proisotoma minuta</i>	0,1	0,6					СР	ВВ
<i>Isotomodes productus</i>	0,1	0,6			0,7	1,1	СР	ВВ
<i>Hemisotoma thermophila</i>	0,1	0,6					СР	ВВ
<i>Parisotoma notabilis</i>	1	6,2	30,7	37,9			Д	ДВ
<i>Isotomiella minor</i>			0,5	0,6	2,2	3,6	Р	ВВ
<i>Desoria fennica</i>	0,05	0,3					СР	ВВ
<i>Desoria trispinata</i>			0,4	0,5			СР	ВВ
<i>Isotomurus steposus</i>					11,5	18,7	СД	ДВ
<i>Isotoma anglicana</i>			1,5	1,9			СР	ВВ
<i>Tomocerus minor</i>			5,6	6,9			Р	ВВ
<i>Pogonognathellus flavescens</i>			2,0	2,5			СР	ВВ
<i>Orchesella flavescens</i>			0,3	0,3			СР	ВВ
<i>Orchesella orientalis</i>					5,6	9,1	СД	ДВ
<i>Orchesella multifasciata</i>			0,1	0,2	0,2	0,3	СР	ВВ

Продовж. табл. 4.9

<i>Orchesella cincta</i>			1,8	2,2			CP	BB
<i>Entomobrya bimaculata</i>			0,7	0,9			CP	BB
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	0,05	0,3	4,2	5,2			P	BB
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i>	0,1	0,6	2,7	3,4			P	ДВ
<i>Lepidocyrtus paradoxus</i>			1,4	1,7			CP	BB
<i>Pseudosinella alba</i>			0,3	0,3			CP	BB
<i>Pseudosinella horaki</i>	0,05	0,3	2,1	2,5			CP	BB
<i>Pseudosinella octopunctata</i>					0,2	0,3	CP	BB
<i>Cyphoderus albinus</i>	0,05	0,3	0,3	0,3			CP	BB
<i>Megalothorax minimus</i>	0,1	0,6	0,3	0,4			CP	BB
<i>Pygmarrhopalites terricola</i>					0,3	0,4	CP	BB
<i>Sminthurides schoetti</i>					0,6	1,0	CP	BB
<i>Sphaeridia pumilis</i>	7,17	44,3	3,2	3,9	6,4	10,3	Д	КВ
<i>Sminthurinus aureus</i>	0,05	0,3	0,6	0,1	0,5	0,8	CP	BB
<i>Sminthurinus gisini</i>			0,3	0,3			CP	BB
<i>Sminthurinus elegans</i>	0,4	2,2	5,6	6,9	0,2	0,3	СД	ДВ
<i>Sminthurus multipunctatus</i>			0,2	0,2	0,2	0,3	CP	BB
<i>Ptenothrix setosa</i>			0,2	0,2			CP	BB
<i>Bourletiella sp.</i>	0,15	0,9					CP	BB
<i>Heterosminthurus sp.</i>			0,1	0,1			CP	BB
<i>S (N)</i>	30 (6,46)		36 (8,11)		20 (6,15)			

Примітка. Умовні позначення як у табл. 4.1. * – за узагальненими даними за 2008 - 2012 роки.

видів, характерних для різних типів трав'яних біотопів (*B. parvula*, *M. affinis*, *O. orientalis*, *L. paradoxus*, *S. pumilis*, *S. elegans*, *S. multipunctatus*, *Heterosminthurus sp.*, *Bourletiella sp.*). Гірсько-карпатських видів у даному біотопі не виявлено, незважаючи на його близьке розташування до лісових фітоценозів Чорної гори. Очевидно, що висока сухість лучно-степового едафотопу не дає їм шансів вижити.

У дослідженому типі лук зафіксовано низькі показники щільності колембол як у весняний, так і осінній періоди року (табл. 4.9). Отримані дані узгоджуються з літературними даними для лучно-степових таксоценів колембол лісостепової і широколистяно-лісової зон [53].

До кола масових ногохвісток у субпаннонському лучно-степовому біотопі за весь період досліджень входило 17 видів, а в окремі сезони 5-9 (табл. 4.9). Серед них у різні періоди збирання матеріалу було по 0-1 еудомінантному, 0-4 доміантних і 2-8 субдомінантних таксони. Причому, їхній склад весною і восени, а також в той самий сезон, але в різні роки помітно відрізнявся.

Постійним домінантом у різні періоди досліджень був еврибіонтний *S. pumilis*. Протягом двох сезонів домінував також еврибіонтний *P. notabilis*. Решта 15 масових форм ногохвісток переважали за чисельністю лише в певні сезони року.

Відомо, що ґрунтове середовище пом'якшує вплив абіотичних факторів на колембол [139]. Однак, виявлені особливості структури домінування і складу домінантних видів колембол у лучному степу можуть вказувати на їхню високу чутливість до сезонних і річних коливань природних умов у такому типі відкритих біотопів.

Специфічними домінантами колембол лучного степу, що не виявлені в лісових і чагарникових біотопах, були *X. uniseta*, *M. florum*, *F. marchicus*, *I. steposus*, *O. orientalis* і *L. cyaneus*. Ці таксони ногохвісток поки-що не виявлені у складі кількісного ядра досліджених варіантів лучно-степових біотопів [44, 53, 121], що вказує на унікальність фауни лучного степу Закарпатської низовини. Рецедентними та субрецедентними в різні сезони року було 14-27 видів з відносною чисельністю 5,6-23,4 %.

Дані щодо розподілу видів за частотою трапляння у пробах наведено в табл. 4.9. Абсолютно константні форми відсутні. За узагальненими даними виявлено 1 константну, 10 другорядних і 48 випадкових видів.

Серед життєвих форм ногохвісток дослідженого біотопу за відносним видовим багатством і чисельністю абсолютно переважають верхньопідстилкові форми колембол (табл. 4.10). За відносним видовим багатством друге і третє місця посідають глибокоґрунтові та атмобіонтні колемболи ногохвісток (сумарно близько 34 % видового різноманіття). Однак, за показником відносної чисельності друге і третє місця займають нижньопідстилкові та глибокоґрунтові форми. Характерною особливістю спектру життєвих форм лучно-степового таксоцену ногохвісток Закарпаття є висока представленість атмобіонтних і кортицикольних таксонів, сумарна частка яких за відносним

Представленість різних життєвих форм і біотопних груп колембол у субпаннонському лучному степу

Показник	Життєві форми								
	ВП	НП	ПГ	ВГ	ГГ	а	к	с	н
S	14	6	7	7	11	9	3	1	1
% _S	23,7	10,2	11,9	11,9	18,6	15,3	5,1	1,7	1,7
% _M	35,2	27,2	2,9	3,8	17,1	5,7	7,6	0,2	0,3
	Біотопні групи								
	е	лл	лс	лч	лчс	с	лчб		
S	11	8	15	7	15	1	2		
% _S	18,6	13,6	25,4	11,9	25,4	1,7	3,4		
% _M	46,4	6,3	4,4	3,2	32,9	6,2	0,5		

Примітка. Умовні позначення як у табл. 4.2.

видовим багатством складає понад 20 %, а за відносною чисельністю - 13,3 %.

Незважаючи на присутність в екологічному спектрі дослідженого таксоцену ногохвісток усіх комплексів видів за польовим гігропреферендумом, їх кількісне співвідношення свідчить про засушливі умови едафотопу під субпаннонським лучним степом. Ці екологічні умови викликають різке зростання у даному таксоцені, порівняно з таким у дубових лісах, представленості резистентних до сухості груп колембол. Зокрема, в населенні цих педобіонтів дослідженого біотопу частка ксерорезистентного і ксеро-мезофільного комплексів видів складає понад 42 % від загальної чисельності. Тоді як гігро- та гігро-мезофільні мають всього близько 6 % чисельності. Подібне співвідношення груп гігропреферендуму ногохвісток виявлено в лучно-степових біотопах Західного Поділля [53].

Аналіз співвідношення представників різних біотопних груп ногохвісток у дослідженому біотопі показав, що за відносним видовим багатством і чисельністю переважають евритопні та лучно-степові форми (табл. 4.10). Незважаючи на низьку частку чисельності лісових колембол у даному таксоцені, рівень їхнього видового різноманіття залишається досить високим. Специфіка таксоцену колембол обумовлена найвищою в ряді досліджених біотопів сумарною представленістю лучно-степових, степових і лучних

колембол, які разом складають 39 % видового багатства і 42,3 % чисельності. За критерієм організованості угруповань Н.О. Кузнецової досліджений таксоцен можна віднести до спеціалізованого, оскільки частка чисельності видів-спеціалістів складає понад 40 % від загальної.

Таким чином, населення колембол субпанонського лучно-степового біотопу характеризується високим видовим різноманіттям, низькою щільністю та широким колом потенційних домінантів. Склад домінантних видів у різні сезони і роки мало перекривається. Серед них виявлено групу специфічних домінантів, які не характерні для інших біотопів суббореального поясу Європи. За видовим різноманіттям і чисельністю переважає група видів ногохвісток, що резистентні до сухості середовища й населяють трав'яні біотопи (лучні+лучно-степові+степові+лісо-лучні). Особливості біоморфологічної структури населення колембол полягають у високій представленості атмобіонтних та кортицикольних форм. В екологічній структурі переважають види відкритого ландшафту. Саме тому лучно-степовий таксоцен колембол належить до спеціалізованого типу.

4.3.2. Низинні викошувані луки

Низинні мезофітні луки є найкраще вивченими на предмет колембол серед лучних угруповань. Вони вивчалися на території різних природних зон України, зокрема в мішанолісовій [57], широколистяно-лісовій [43, 44, 53, 67, 194], лісостеповій [121, 53] і степовій [114, 52]. Однак, на території Закарпаття ногохвістки низинних сінокісних лук спеціально не вивчалися.

В результаті проведених досліджень виявлено 72 види колембол (табл. 4.13). У весняний період, на рівні ценотичного α -різноманіття у серії з 20 ґрунтових проб виявлено 38 видів, а в осінній - 33. В середньому, в одній ґрунтовій пробі стандартного розміру зафіксовано 6,6 таксонів з діапазоном варіювання цього показника від 3 до 10. Показник внутрішньоценотичного β -різноманіття для цього лучного таксоцену дорівнює 1,5 одиниць, що вказує на малу контрастність внутрішньобіотопних умов для колембол.

Аналіз таксономічної структури дослідженої колемболофауни показав, що за видовим багатством переважають *Isotomidae* (18) і *Entomobryidae* (15) (табл. 4.11). Високе видове різноманіття виявлено також у родинях *Neanuridae* і *Tullbergiidae* (по 8 видів у кожній). Родини *Hypogastruridae* і *Onychiuridae* представлені п'ятьма видами. Решта родин представлено всього 1-3 видами. Загалом, процентне співвідношення основних за різноманіттям родин колембол у структурі фауни низинних лук є таке ж, як у дослідженому лучно-степовому таксоцені. Ці два трав'яні біотопи найбільше відрізняються представленістю родини *Neanuridae*, частка якої в 5 разів є вищою на низинній луці. За літературними даними [57, 121, 53, 114] подібна таксономічна структура колемболокомплексів характерна для більшості лучних і лучно-степових фаун. Найбагатшими за кількістю видів родами є *Lepidocyrtus* (6), *Mesaphorura* (5) та *Protaphorura* (4) (табл. 4.11). Роди *Pseudosinella*, *Orchesella*, *Ceratophysella*, *Pseudachorutes* і *Desoria* представлені 3 видами кожен. Велике видове різноманіття у родах *Lepidocyrtus*, *Orchesella* та *Pseudosinella* характерне для трав'яних біотопів в цілому, а збільшення видового багатства в таксонах

Таблиця 4.11

Видовий склад і деякі характеристики колембол низинних лучних біотопів

Вид	Видові характеристики					
	Квітень 2008		Жовтень 2009		КД*	КЧТ*
	М	%	М	%		
1	2	3	4	5	6	7
<i>Hypogastrura socialis</i>	1,1	4,3	0,2	0,8	Р	ВВ
<i>Ceratophysella armata</i>	0,03	0,1	0,1	0,2	СР	ВВ
<i>Ceratophysella denticulata</i>	0,01	0,03			СР	ВВ
<i>Ceratophysella succinea</i>	0,05	0,2			СР	ВВ
<i>Willemia virae</i>	0,01	0,03			СР	ВВ
<i>Brachystomella parvula</i>	0,9	3,6	0,1	0,4	Р	ДВ
<i>Friesea truncata</i>	0,2	0,9	0,6	2,4	Р	ВВ
<i>Pseudachorutes pratensis</i>	0,1	0,4	0,3	1,0	СР	ВВ
<i>Pseudachorutes subcrassus</i>	0,02	0,1			СР	ВВ
<i>Pseudachorutes parvulus</i>	0,01	0,03			СР	ВВ
<i>Neanura muscorum</i>	0,04	0,2			СР	ВВ
<i>Anurida ellipsoides</i>	0,1	0,4	0,2	0,8	СР	ВВ
<i>Anurida tullbergi</i>	0,03	0,01	0,1	0,2	СР	ВВ
<i>Pratanurida cassagnai</i>	0,1	0,4			СР	ВВ
<i>Protaphorura campata</i>	0,5	2,0			СР	ВВ
<i>Protaphorura armata</i>	1,9	7,7	0,4	1,6	СД	ДВ
<i>Protaphorura subarmata</i>	0,3	1,1			СР	ВВ
<i>Protaphorura sakatoi</i>	0,1	0,4	0,2	0,8	СР	ВВ
<i>Spinonychiurus epaphius</i>	0,03	0,1			СР	ВВ
<i>Mesaphorura critica</i>	0,2	0,8			СР	ВВ
<i>Mesaphorura florae</i>	0,1	0,4			СР	ВВ
<i>Mesaphorura hylophila</i>	0,7	3,1			Р	ВВ
<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	0,9	3,8			Р	ДВ
<i>Metaphorura affinis</i>	0,01	0,03			СР	ВВ
<i>Stenaphorurella quadrispina</i>	0,2	0,6			СР	ВВ
<i>Stenaphorurella lubbocki</i>	0,1	0,5			СР	ВВ
<i>Paratullbergia callipygos</i>	0,01	0,03			СР	ВВ
<i>Neonaphorura cf. adulta</i>	0,1	0,4	0,3	1,2	СР	ВВ
<i>Folsomia quadrioculata</i>	2,5	10,1			СД	ВВ
<i>Folsomia manolachei</i>	0,2	0,8			СР	ВВ
<i>Parisotoma notabilis</i>	4,8	19,3	2	7,8	Д	АК
<i>Isotomiella minor</i>	2	8,2	0,7	2,6	СД	КВ
<i>Isotomodes productus</i>	0,03	0,1			СР	ВВ
<i>Isotoma anglicana</i>	0,6	2,5	1,8	6,9	СД	ДВ
<i>Isotoma viridis</i>	0,4	1,6	2,5	9,9	СД	ДВ

Продовж. табл. 4.11

<i>Proisotoma minima</i>	0,01	0,1			CP	BB
<i>Proisotoma minuta</i>	0,3	1,2			CP	BB
<i>Desoria propinqua</i>	0,4	1,4			CP	BB
<i>Desoria tigrina</i>	0,2	0,6	0,1	0,2	CP	BB
<i>Desoria violacea</i>	0,05	0,2			CP	BB
<i>Proisotomodes bipunctatus</i>	0,01	0,03			CP	BB
<i>Hemisotoma orientalis</i>	0,02	0,1			CP	BB
<i>Hemisotoma thermophila</i>	0,2	0,7	0,9	3,5	P	BB
<i>Pachyotoma crassicauda</i>	0,01	0,1	0,1	0,2	CP	BB
<i>Isotomurus palustris</i>	0,01	0,03			CP	BB
<i>Entomobrya marginata</i>	0,3	1,3			CP	BB
<i>Orchesella cincta</i>	0,5	2,0	0,9	3,4	P	ДВ
<i>Orchesella spectabilis</i>	0,02	0,1	0,1	0,4	CP	BB
<i>Orchesella pseudobifasciata</i>	0,2	0,7	1,3	5,2	P	BB
<i>Heteromurus major</i>	0,03	0,1	0,1	0,4	CP	BB
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	0,5	2,1	1,1	4,2	CD	ДВ
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>	0,1	0,5	0,1	0,2	CP	BB
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i>	0,9	3,8	3,1	12	CD	КВ
<i>Lepidocyrtus paradoxus</i>	0,1	0,4	0,2	0,8	CP	BB
<i>Lepidocyrtus nigrescens</i>	0,2	0,7			CP	BB
<i>Lepidocyrtus violaceus</i>	0,1	0,5	0,2	0,8	CP	BB
<i>Willowsia nigromaculata</i>	0,03	0,1	0,3	1	CP	BB
<i>Pseudosinella alba</i>	0,1	0,5	0,1	0,4	CP	BB
<i>Pseudosinella moldavica</i>	0,01	0,1			CP	BB
<i>Pseudosinella noseki</i>	0,06	0,2			CP	BB
<i>Tomocerina minuta</i>	0,01	0,03			CP	BB
<i>Tomocerus vulgaris</i>	0,01	0,03			CP	BB
<i>Pogonognathellus flavescens</i>	0,03	0,1			CP	BB
<i>Megalothorax minimus</i>	0,01	0,03			CP	BB
<i>Sminthurinus elegans</i>	0,2	1,1	0,1	0,2	CP	BB
<i>Sminthurinus aureus</i>	0,2	0,7	0,9	3,4	P	ДВ
<i>Sphaeridia pumilis</i>	1,2	4,8	6,6	26	D	КВ
<i>Sminthurides schoetti</i>	0,2	0,7	0,2	0,6	CP	BB
<i>Sminthurides malmgreni</i>	0,01	0,03			CP	BB
<i>Sminthurus multipunctatus</i>	0,1	0,3	0,1	0,2	CP	BB
<i>Spatulosminthurus flaviceps</i>	0,01	0,06			CP	BB
<i>Deuterostminthurus pallipes</i>	0,2	0,7			CP	BB
<i>S (N)</i>	72 (9,9)		33 (7,7)			

Примітка. Умовні позначення як у табл. 4.1. * – за узагальненими даними по 2008 і 2009 роках.

Ceratophysella, *Pseudachorutes* і *Desoria* найчастіше спостерігається у лісах [44, 49, 53]. Тому, за представленістю родів досліджений таксоцен колембол має змішану структуру, відображаючи особливості різних типів біотопів.

Специфіка фауни ногохвісток низинних лук полягає в присутності великої кількості видів, характерних для відкритого ландшафту (*P. pratensis*, *B. parvula*, *P. cassagnaii*, *P. campata*, *P. sakatoi*, *M. affinis*, *I. anglicana*, *L. paradoxus*, *H. thermophila* та ін.). Їх частка складає близько 38 % від загального видового різноманіття (табл. 4.11). Крім цього, в даному біотопі виявлено ряд лісових видів (*C. armata*, *P. subcrassus*, *P. parvulus*, *N. muscorum*, *T. minutus*, *D. violacea* та ін.), що може вказувати на вторинне походження цих лук.

У дослідженому типі лучних біотопів встановлено всього 16 масових видів ногохвісток, на частку яких належить 12,5-30 % видового різноманіття (табл. 4.11). У різні сезони року їх може бути 9-10 форм, причому лише 3 з них (*P. notabilis*, *L. cyaneus*, *S. pumilis*) були постійними домінантами. У складі таксоцену низинних лук виявлено представників усіх класів домінування. Серед масових видів у різні періоди збирання матеріалу було по 0-1 еудомінантному, 1-4 домінантних і 3-11 субдомінантних таксони. Причому, їхній склад у різні сезони і роки дослідження дуже відрізнявся. До числа специфічних домінантів можна віднести 7 форм: *H. socialis*, *B. parvula*, *I. anglicana*, *I. viridis*, *H. thermophila*, *O. cincta*, *O. pseudobifasciata*.

Варто підкреслити, що склад домінантних видів та рівні домінування колембол у лучних біотопах різних природних зон України дуже змінюється і має свої регіональні варіанти, що визначаються локальними екологічними умовами та біотичним оточенням [53, 73]. Спільними домінантами для різних типів лук є лише еврибіонтні форми ногохвісток.

Рецедентними та субрецидентними в різні роки дослідження було 23-63 видів з відносною чисельністю 17,4-34,1,4 %. Дані по розподілу видів за частотою трапляння у пробах наведено в табл. 4.11. За узагальненими даними виявлено 1 абсолютно константну, 3 константні, 10 другорядних і 58 випадкових видів (табл. 4.11).

У спектрі життєвих форм ногохвісток дослідженого біотопу за відносним видовим багатством і чисельністю переважають верхньопідстилкові та верхньогрунтові форми колембол (табл. 4.12). Крім них, високе видове

різноманіття (близько 10 % фауни) відмічено в глибокогрунтових, атмобіонтних і нижньопідстилкових колембол. Варто також звернути увагу на високу частку видового багатства спеціалізованих нейстонних форм, які характерні для перезволожених біотопів.

Однак, за показником відносної чисельності третє місце займають нижньопідстилкові види колембол (табл. 4.12). Представленість поверхневих біоморф у дослідженому таксоцені (атмобіонтних, кортицикольних і нейстонних), які населяють трав'яну рослинність і поверхню ґрунту, є також помітною – сумарно близько 9 % від загальної чисельності.

Аналіз екологічного спектру населення ногохвісток низинних лук показав, що в ньому представлені усі комплекси видів за польовим гігропреферендумом. Однак, за відносною чисельністю переважають еврибіонти (42,5 %). Відмічено також високі частки мезофільних (18,5 % чисельності), ксерорезистентних (13,9 %) і гігромезофільних (13,6 %) колембол. Гігрофільні форми представлені всього 6 % чисельності. Таке кількісне співвідношення комплексів польового

Таблиця 4.12

Представленість різних життєвих форм і біотопних груп колембол на низинних сінокісних луках

Показник	Життєві форми							
	вп	нп	пг	вг	гг	а	к	н
S	26	7	6	12	8	7	2	4
% _S	36,1	9,7	8,3	16,7	11,1	9,7	2,8	5,6
% _M	53,7	13,1	6,2	14,1	4,3	4,6	3,6	0,8
	Біотопні групи							
	е	лл	лс	лч	лчс	с	лчб	нв
S	12	14	15	7	17	1	4	2
% _S	16,7	19,4	20,8	9,7	23,6	1,4	5,6	2,3
% _M	42,6	18,2	9,7	15,8	9,6	0,8	3,5	0,1

Примітка. Умовні позначення як у табл. 4.2.

гігропреферендуму може свідчити про достатню, але не стабільну в часі зволоженість едафотопу під дослідженим типом лучних біотопів. Можливо, саме тому в ньому можуть співіснувати різні види ногохвісток за своїми

гігропреференціями. Підтвердження нашого припущення можна знайти також в літературних даних [49, 53, 57].

У спектрі біотопних груп ногохвісток дослідженого біотопу за відносним видовим багатством переважають групи лучно-степових, лісових та лісо-лучних видів (близько 20 % різноманіття кожна) (табл. 4.12). Спеціалізовані до даного типу умов лучні форми ногохвісток представлені невеликим числом видів, але їхня відносна чисельність досягає 16 %. Тобто, вони на третьому місці після евритопних і лісо-лучних колембол. Таким чином, сумарна частка видового багатства і чисельності видів відкритого ландшафту (лучних+лучно-степових+степових), а також близьких до них за екологічними вимогами лісо-лучних, становить відповідно 54,1 та 44,4 %. Отже, за критерієм організованості угруповань Н.О. Кузнецової досліджений таксоцен можна віднести до спеціалізованого, оскільки частка чисельності видів-спеціалістів (мешканців відкритих біотопів) складає понад 40 % від загальної.

Отже, населення колембол низинних сінокісних лук характеризується високим таксономічним різноманіттям, середньою щільністю і полідомінантною структурою. Наявність широкого кола потенційних домінантів забезпечує взаємозаміну видів у градієнтах екологічних умов при збереженні в цілому високої структурованості та щільності таксоцену колембол. Особливості біоморфологічної структури населення колембол полягають у високій представленості поверхневих форм. В екологічній структурі за відносною чисельністю переважають види з комплексів еврибіонтних, мезофільних і ксерорезистентних ногохвісток та біотопних груп відкритого ландшафту. Частки видового багатства та чисельності видів-спеціалістів колембол (лучних+лучно-степових+лісо-лучних+степових), складають відповідно понад 54 та 44 %. Саме тому досліджений таксоцен низинних лук належить до спеціалізованого типу.

4.3.3. Заплавні луки

Літературні дані про населення ногохвісток заплавних лучних біотопів є досить фрагментарними. В Україні населення колембол заплавних лук, що зазнають періодичного затоплення, вивчали у кількох регіонах: на Розточчі [44], у Північному Причорномор'ї [52], а також фрагментарно на Придніпровській височині [121]. У європейській частині Росії такі ініціальні дослідження проводили в Поволжі [2], Південному Передураллі [134], Воронежській області [77], а також в Підмосков'ї [108]. На території сусідньої Польщі порівняльне вивчення ногохвісток проведено в заплаві кількох великих рік [220-224].

З літератури відомо, що для заплавних ґрунтів характерна відсутність вузькоспеціалізованих видів колембол. Більшість з них мають широкі ареали поширення і є вологолюбними видами або навіть типовими гігрофілами. Висока фауністична подібність населення колембол у заплаві різних рік підтверджує припущення про те, що зв'язок з інтразональними елементами ландшафту обумовлює меншу залежність безхребетних від зональних меж [139, 141].

У результаті проведених досліджень населення колембол встановлено, що заплаву луку в басейні р. Латориця населяє принаймні 31 вид (табл. 4.13). В середньому, в одній ґрунтовій пробі стандартного розміру зафіксовано 5,9 видів з діапазоном варіювання цього показника від 1 до 11. Показник внутрішньоценотичного β -різноманіття для цього заплавного таксоцену дорівнює 4,1 одиниць, що вказує на середню контрастність внутрішньобіотопних умов для колембол.

Аналіз таксономічної структури дослідженої фауни колембол показав, що за видовим багатством переважає родина Isotomidae (8) (табл. 4.14). Друге-четверте місця за кількістю видів займають родини Neanuridae (5), Tullbergiidae (4) та Sminthuridae (3). Решта 8 родин мають всього по 1-2 види. Навіть така таксономічно багата у більшості біотопів родина як Entomobryidae,

Таблиця 4.13

Видовий склад і деякі характеристики колембол заплавної луки

Вид	Видові характеристики					
	Травень 2008		Березень 2009		КД*	КЧТ*
	М	%	М	%		
1	2	3	4	5	6	7
<i>Pratanurida cassagnai</i>	0,1	0,9			СР	ВВ
<i>Pseudachorutes pratensis</i>			0,2	0,2	СР	ВВ
<i>Friesea afurcata</i>			0,2	0,2	СР	ВВ
<i>Friesea truncata</i>			2,7	4,7	Р	ДВ
<i>Anurida tullbergi</i>			0,3	0,4	СР	ВВ
<i>Protaphorura sakatoi</i>	0,2	1,7			СР	ВВ
<i>Protaphorura cancellata</i>			0,1	0,2	СР	ВВ
<i>Mesaphorura floriae</i>	0,3	2,6	3,8	6,5	СД	ДВ
<i>Mesaphorura hylophila</i>	0,2	1,7			СР	ВВ
<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	0,8	7,0			СД	ВВ
<i>Doutnacia xerophila</i>	0,4	3,5			Р	ВВ
<i>Tetracantella pericarpatica.</i>	0,2	1,7			СР	ВВ
<i>Folsomia quadrioculata</i>	3,0	26,1			Д	КВ
<i>Parisotoma notabilis</i>	1,5	13,0			СД	ДВ
<i>Isotomiella minor</i>	1,1	9,6			СД	ДВ
<i>Isotoma anglicana</i>	0,9	7,8			СД	ДВ
<i>Proisotoma minuta</i>	0,1	0,9	8,1	13,9	СД	КВ
<i>Hemisotoma thermophila</i>			0,1	0,2	СР	ВВ
<i>Isotomurus palustris</i>			1,7	2,9	Р	ВВ
<i>Lepidocyrtus ruber</i>	0,2	1,7			СР	ВВ
<i>Pseudosinella alba</i>	0,1	0,9			СР	ВВ
<i>Megalothorax minimus</i>	0,7	6,1			Р	ВВ
<i>Sminthurinus aureus</i>			1,6	2,7	Р	ДВ
<i>Sminthurinus elegans</i>			1,5	2,5	Р	ДВ
<i>Sminthurides parvulus</i>	0,1	0,9			СР	ВВ
<i>Sminthurides schoetti</i>	0,8	7,0			СД	ВВ
<i>Sphaeridia pumilis</i>	0,2	1,7	37,3	63,6	ЕД	КВ
<i>Caprainea marginata</i>	0,6	5,2			Р	ВВ
<i>Ptenotrix setosa</i>			0,1	0,2	СР	ВВ
<i>Bourletiella arvalis</i>			0,4	0,7	СР	ВВ
<i>Deuterostminthurus pallipes</i>			0,6	1	СР	ДВ
<i>S (N)</i>	<i>19 (4,3)</i>		<i>15 (5,5)</i>			

Примітка. Умовні позначення як у табл. 4.1. * – за узагальненими даними по 2008 і 2009 роках.

представлена в дослідженому біотопі всього 1 видом, а представники родини Нурогаструридає відсутні повністю. Проте, майже третину відносного видового

різноманіття ногохвісток займають колемболи з ряду *Symphyleona*. Описаний таксономічний спектр родин є специфічним для даного біотопу.

Найбагатшим за кількістю видів родом є *Mesaphorura* (3). Роди *Friesea*, *Protaphorura* та *Sminthurides* представлені 2 видами кожний, а решта - одним (табл. 4.14). Низький рівень насичення родів видами ногохвісток може свідчити про динамічність у часі видового складу фауни в даному біотопі. Основною причиною цього, на нашу думку, є різкі перепади вологості едафотопу протягом вегетаційного періоду.

Особливості фауни ногохвісток заплавної луки полягають в одночасній присутності як гігрофільних видів, так і ксерорезистентних форм, характерних для відкритого ландшафту. До першої групи можна віднести 2 види роду *Sminthurides*, а також *I. palustris*, *L. ruber*, *A. tullbergi*, *C. marginata*, до другої – *P. pratensis*, *A. afurcata*, *P. sakatoi*, *P. cassagnai*, *H. thermophila*, *B. arvalis*, *D. pallipes* та *D. xerophila* (табл. 4.14). Присутність в заплавно-лучному біотопі ксерорезистентних видів може бути обумовлена періодами пересихання едафотопу. Представленість у дослідженій фауні гігрофільних видів складає 20 %, а ксерорезистентних - 26 %.

Щільність населення колембол у дослідженому біотопі за період дослідження не перевищувала позначки в 6 тис. ос./м² (табл. 4.14). Це один з найнижчих показників загальної чисельності ногохвісток серед відомих у заплавно-лучних біотопах з літератури [108, 134, 44, 52].

У дослідженому біотопі до кола потенційних домінантів входило сумарно 18 видів колембол, що складає близько 43 % дослідженої фауни (табл. 4.14). У різні періоди дослідження виявлено від 4 до 9 домінантних видів. Лише у березні 2009 року відмічено один еудомінантний вид *Sphaeridia pumilis*. У заплавно-лучному таксоцені присутні також 1-2 домінанти і 2-7 субдомінантів. Цікаво, що в цьому біотопі не виявлено жодного виду колембол, який би входив до складу домінантів у різні періоди дослідження. Це підтверджує наше припущення про високу динамічність і непрогнозованість структури населення ногохвісток в дослідженому едафотопі.

До числа специфічних домінантів колембол заплавно-лучного біотопу можна віднести *P. minuta*, *M. minimus*, *C. marginata* та *S. schoetti*. Порівняння з літературними даними [134, 44, 52, 224] показало, що виявлений склад домінантних видів, за виключенням декількох еврибіонтних ногохвісток, є характерним лише для даного біотопу.

На частку рідкісних (рецентних і субрецентних) форм ногохвісток за узагальненими даними, належить всього 19,7 % чисельності таксоцену, незважаючи на те, що їх було всього 21 вид (71,4 % від загального різноманіття). За узагальненими даними виявлено 3 константні, 8 другорядних і 19 випадкових видів (табл. 4.14).

У спектрі життєвих форм ногохвісток дослідженого біотопу за відносним видовим багатством і чисельністю переважають верхньопідстилкові та глибокогрунтові форми колембол (табл. 4.14). Крім них, високу відносну чисельність відмічено в представників групи підстилково-грунтових форм.

Таблиця 4.14

Представленість різних життєвих форм і біотопних груп колембол на заплавній луці

Показник	Життєві форми							
	вп	нп	пг	вг	гг	а	к	н
S	11	2	2	3	5	3	1	3
% _S	36,7	6,7	6,7	10	16,7	10	3,3	10
% _M	51,8	6,7	14,3	5,8	13,7	1,4	0,9	5,4
	Біотопні групи							
	е	лл	лс	лч	лчс	с	лчб	нв
S	7	4	4	3	7	1	3	1
% _S	23,3	13,3	13,3	10	23,3	3,3	10	3,3
% _M	63,6	13,6	4,9	0,9	11,6	0,2	4,1	1,5

Примітка. Умовні позначення як у табл. 4.2.

Варто також звернути увагу на помітну частку видового багатства атмобіонтних, нейстонних а також верхньогрунтових колембол. Дві останні групи мають в заплавно-лучному таксоцені порівняно велику відносну чисельність (понад 5 %).

Аналіз екологічного спектру ногохвісток у дослідженому типі лук показав, що в ньому, як і в інших біотопах регіону, представлені усі комплекси видів за польовим гігропреферендумом. Однак, за відносною чисельністю переважають еврибіонти (60 %). Відмічено також високі частки гігрофільних (12,6 % чисельності), ксерорезистентних (12,7 %) і гігромезофільних (10,1 %) колембол. Таке кількісне співвідношення комплексів, коли в таксоцені мають однакові частки чисельності діаметрально протилежні за відношенням до вологості групи видів, може свідчити про наявність різких коливань гідротермічних умов в едафотопі. Хронічні коливання вологості в ґрунті, очевидно, породжують між колемболами жорстку конкуренцію за ресурси та збільшують кількість екологічних ніш. Тому загальне видове різноманіття ногохвісток у дослідженому біотопі може підтримуватися на достатньо високому рівні, незважаючи на постійний стрес, що викликається перепадами вологості. Висловлене припущення узгоджується з існуючими диверситологічними гіпотезами [207].

У спектрі біотопних груп ногохвісток дослідженої луки за відносним видовим багатством переважають групи евритопних і лучно-степових видів, які разом складають 46 % від загального різноманіття (табл. 4.14). Понад 13 % усіх видів та 5,5 % чисельності належить спеціалізованим до даного типу умов лучно-болотним та навколоводним формам ногохвісток. Варто відмітити також порівняно великі частки в дослідженому біотопі лісо-лучних і лісових колембол. Оскільки за відносною щільністю популяцій евритопні таксони ногохвісток складають понад 60 % і жодна зі спеціалізованих груп не має достатньо високої чисельності, тому досліджений таксоцен колембол можна віднести до евритопного типу.

Таким чином, населення колембол заплавної луки характеризується середнім видовим різноманіттям, низькою щільністю популяцій і полідомінантною структурою. Наявність серед кола потенційних домінантів різних за польовим гігропреферендумом видів забезпечує їхнє постійне взаємозаміщення під впливом хронічної зміни гідро-термічних умов в

едафотопі. Такий механізм реагування дослідженого таксоцену на динаміку основних абіотичних факторів сприяє підтриманню достатніх у даних умовах видового різноманіття та чисельності колембол. Особливості біоморфологічної структури населення колембол полягають у високій представленості верхньопідстилкових форм. У спектрі біотопних груп ногохвісток за відносним видовим багатством і чисельністю переважають групи евритопних і лучно-степових видів. Понад 13 % усіх видів та 5,5 % від загальної чисельності належить спеціалізованим до даного типу умов лучно-болотним та навколоводним формам ногохвісток. Саме тому, досліджений таксоцен заплачних лук належить до евритопного типу.

РОЗДІЛ 5

ОСОБЛИВОСТІ ДИФЕРЕНЦІАЦІЇ НАСЕЛЕННЯ КОЛЕМБОЛ ПРИРОДНИХ БІОТОПІВ

В екологічних дослідженнях пріоритетним завданням є базова оцінка населення різних груп організмів в типових біотопах регіону, які зазнали найменших змін під впливом людини. Такі біотопи можна розглядати як певні еталони в природоохоронній діяльності, а також як «контроль» для визначення ступеня антропогенної трансформованості екосистем. Інформація про параметри біорізноманіття у таких біотопах є ключовою для нормування природного середовища при меліоративних і рекультиваційних процесах на девастрованих територіях.

З літератури відомо, що природні таксоцени ґрунтових організмів, в тому числі й колембол, – це структурована та стійка одиниця населення педобіоти [73, 141, 147, 210]. Природні біотопи характеризуються високими показниками таксономічного та екологічного різноманіття колембол і домінуванням лише невеликої частини видів та екологічних груп.

Таке різке розмежування у населенні колембол на декілька багаточисельних і велику кількість малочисельних видів найчастіше описується моделлю рангового розподілу, яка дістала назву «геометричний ряд» і рідше – лог-нормальною моделлю [188, 207]. Населення колембол конкретного природного біотопу включає представників майже всіх основних родин, життєвих форм і екологічних груп, що трапляються в даному регіоні [73, 147]. Це різноманіття певним чином впорядковано, а внутрішнім фактором організації таксоценів ногохвісток називають конкурентні відносини [73].

Одним з визначальних факторів диференціації населення ногохвісток у різних типах біотопів спеціалісти вважають вологість ґрунтового середовища [51-53, 71-73, 116, 171 та ін.]. Крім нього важливе значення в окремих едафічних умовах можуть мати товщина підстилки, стійкість екологічного

режиму оселища в часі, трофність і кислотність ґрунтів [73, 187, 193, 210, 216]. Саме ці фактори визначають ємність середовища для ногохвісток.

Для вивчення особливостей диференціації населення колембол в основних типах природних біотопів Закарпатської низовини нами обрано два ряди фітоценозів у градієнті вологості едафотопу: три варіанти дубових лісових і три варіанти лучних (див. розділ 4). Додатково вивчали населення ногохвісток ксеротермних субпаннонських чагарників, які є унікальними угрупованнями не тільки для території Закарпаття, але й України.

5.1 Специфіка угруповань колембол лісових і чагарникових біотопів

Для території Закарпатської низовини до наших досліджень у різних типах біотопів було відомо всього 147 видів колембол [26; 151]. Включаючи проведені нами дослідження обсяг регіональної фауни зріс до 197 видів колембол із 86 родів та 18 родин (додаток В). В дубових лісах нами сумарно виявлено 90 видів (табл. 4.1, 4.3, 4.5). Разом з літературними даними [31, 56, 149-152], цей список для регіональних дібров формують 144 види з 71 роду і 17 родин (додаток А). Тобто регіональна фауна дубових лісів Закарпаття є найкраще вивченою на сьогодні в Україні. Для порівняння зазначимо, що в дібровах Передкарпаття, Розточчя і Західного Поділля сумарно виявлено 121 вид [53], дібровах південно-східної України - 109 [15, 174], а в дібровах Північного Причорномор'я - 67 [52].

Серед виявлених видів три є новими для фауни України (*D. frasassii*, *M. simoni*, *P. noseki*). Такий високий рівень таксономічного різноманіття ногохвісток у дослідженому типі біотопів пов'язаний як з пограничним розташуванням даного регіону по відношенню до різних біомів і фауногенетичних центрів Європи, так і відмінними екологічними особливостями самих дубових лісів. Останні сформовані в широкому градієнті вологості едафотопу від гігрофітних варіантів у заплаві річок до ксерофітних на південних схилах вулканічних горбів.

На цю територію впливає не тільки карпатська фауна, але й зональні лісова, лісостепова, степова, а також семіаридно-субтропічна біота. Саме тому в складі фауни ногохвісток дубових лісів Закарпаття виявлено таксони карпатського генезису (*H. carpatica*, *P. vasylii*, *A. carpatica*, *E. incolorata*, *M. verrucosa*, *P. saltuaria*, *O. igori*, *O. rectopapillatus*, *P. carpaticus*), а також середземноморські субтропічні (*D. frasassii*, *X. uniseta*, *M. simoni*), степові (*I. stepposus*, *P. sakatoi*) і температурно-лісові (*S. pusilla*, *S. pomorskii*, *P. horaki*, *S. multisensillata*, *S. andrzeji*, *T. carolii*, *C. marginata*, *A. fusca*, *L. lubbocki* та ін.)

види. Широтно-зональну приуроченість лісових форм оцінювали за даними І.Я. Капруса [53].

Найбагатшими є родини Isotomidae (26 видів), Entomobryidae (20), Onychiuridae (20), Neanuridae (18), а також Hypogastruridae (16). Решта родин представлено 1 - 12 видами (додаток А). Таке співвідношення родин у таксономічному спектрі дубових лісів дозволяє віднести досліджену фауну, за класифікацією І.Я. Капруса [48], до ізотомоїдно-ентомобріоїдного типу та найімовірніше гіпогаструроїдно-оніхіуроїдного підтипу. Досліджена фауна дубових лісів за видовим складом є найближчою до регіональної фауни дібров зони широколистяних лісів України [53]. Її подібність з регіональними фаунами східного сектору північно-степової підзони [15] та сухостепової підзони України [52] значно менша. Наприклад, подібність фаун за коефіцієнтом Жаккара у першому випадку становить 0,42, другому – 0,30 і в третьому – 0,19. Це, загалом, свідчить про низький рівень подібності регіональних колемболофаун дубових лісів на території України.

Диференційна характеристика дослідженої фауни – висока представленість лісових форм, що мають тісні топічні зв'язки з підстилкою, корінням і корою дерев. Більшість з них є євритопними лісовими видами, що трапляються у межах усього лісового поясу Європи. Однак, ряд форм можна вважати регіонально-лісовими, що історично пов'язані з неморальними (*S. pusilla*, *S. pomorskii*, *T. caroli*, *C. granulata*, *D. stachi*, *K. paradoxa*, *C. silvatica*, *M. duodecimoculata*, *S. multisensillata*, *P. asigillata* та ін.) або бореальними лісами (*C. inermis*, *W. anophthalma*, *W. denisi*). Частка чисельності лісових+лісо-лучних видів у таксоценах колембол дубових лісів в середньому складає 20,7%, а частка їхнього видового багатства відповідно - 46,4%.

Набір домінантів і еудомінантів у досліджених дубових лісах є подібним і найчастіше включає *P. notabilis*, *F. manolachei*, *F. penicula*, *F. quadrioculata*, Серед субдомінантів звичайними видами є *P. horaki*, *M. macrochaeta* і *M. hylophila*. Специфічними домінантами лісових біотопів були *C. mosquensis*, *M. hylophila*, *O. crassicornis* і *P. horaki*.

Видове різноманіття досліджених таксоценів порівняно мале: в середньому $H' = 1,65$ біт. Це обумовлено як не великою кількістю видів у облікованих серіях ґрунтових проб (24-31), а також порівняно високим рівнем концентрації домінування (в середньому $d = 0,45$) і малою вирівняністю чисельності видів у дубових біотопах (в середньому $J = 0,2$).

У спектрах життєвих форм колембол досліджених дібров за відносним видовим багатством і чисельністю переважають верхньопідстилкові, підстилково-ґрунтові і глибокоґрунтові біоморфи. Зокрема, сумарна частка чисельності цих груп видів в угрупованнях ногохвісток дубових біотопів коливається у діапазоні 72,7- 87,3%.

У ксеротермному субпанонському чагарнику сумарно виявлено 54 види (табл. 4.7). Аналіз зональних елементів у дослідженій фауні показав, що вона також має змішаний характер, як і фауна дубових лісів. В її складі присутні неморально-лісові, температно-лісові, лісостепові, степові та субтропічні елементи за класифікацією І.Я. Капруся [53]. Особливістю фауністичного комплексу колембол чагарникових біотопів є значна частка ксерорезистентних видів (33,4 % від загального різноманіття), які стійкі до засушливих умов даного едафотопу.

Найчастіше в чагарниковому групуванні домінують ті ж види, що в лісах. Специфічним домінантом чагарникового біотопу виступає лише *S. aureus*.

Видове різноманіття цього таксоцену колембол також порівняно мале як і в лісах, в середньому $H' = 1,73$ біт. Воно пов'язано з малим значенням показника α -ценотичного різноманіття (в середньому 32), а також порівняно високим рівнем концентрації домінування (в середньому $d = 0,47$) і малою вирівняністю чисельності видів у чагарниковому біотопі (в середньому $J = 0,25$).

У спектрі біотопних груп за відносною чисельністю окрім евритопних видів переважають лісові, лісо-лучні і лучні колемболи. Частка чисельності лісових+лісо-лучних+лучних видів у таксоценах колембол чагарникового біотопу складає 27,8%.

У спектрах життєвих форм колембол досліджених дібров за відносним видовим багатством і чисельністю переважають верхньопідстилкові, підстилково-грунтові і верхньогрунтові біоморфи. Сумарна частка чисельності цих груп видів в угрупованнях ногохвісток дубових біотопів коливається у діапазоні 83,9%.

Таким чином, специфічними особливостями досліджених таксоценів колембол дубових лісів і ксеротермного чагарника є велика частка представників лісової і лісо-лучної біотопних груп у екологічній структурі, порівняно вузьке коло домінантних таксонів і мале видове різноманіття, а також переважання підстилкових і верхньогрунтових біоморф у спектрі життєвих форм. Особливістю населення колембол чагарникового біотопу є також змішаність його екологічної структури, де переважають не тільки лісові, але і лучні форми колемол.

5.2 Специфіка угруповань колембол лучних біотопів

У лучних біотопах сумарно виявлено 107 видів ногохвісток (додаток Б і В). Лише 29 з них не виявлено у лісах. Серед виявлених колембол *J. weinerae* є новим для фауни України. Більшість видів це переважно ксерорезистентні форми, які преферують відкриті біотопи та уникають ліси (*F. marchicus*, *P. pratensis*, *F. afurcata*, *H. major*, *B. arvalis*, *L. paradoxus* та ін.). Досліджена фауна є однією з найбагатших серед лучних колемболофаун широтних зон України. Зокрема, за літературними даними [52, 53, 57, 114, 120, 121] на території зони широколистяних лісів у різних варіантах лучних біотопів сумарно виявлено 119 видів, мішаних лісів - 58, лісостепової – 91, північностепової підзони - 50 і сухостепової підзони - 81.

Аналіз подібності регіональних лучних фаун показав, що справджується таке загальне правило: чим далі розташовані одна від одної лучні фауни, тим менше спільних видів у їх складі. Зокрема, коефіцієнт фауністичної подібності Жаккара між лучною фауною колембол Закарпатської рівнини та аналогічними фаунами широколистянолісової, західного сектору лісостепової, та мішанолісової зон, а також сухостепової й східної частини північно-степової підзон становить відповідно: 0,46; 0,38; 0,30; 0,30; 0,19. Тобто лучні фауни ногохвісток, аналогічно як і лісові, демонструють подібні ряди парної спорідненості фаун за цим просторовим вектором.

Диференційною характеристикою лучної фауни колембол, у порівнянні з лісовою і чагарниковою, є найбільша представленість таксонів відкритого ландшафту, які мають спеціальні адаптації для виживання в умовах дефіциту вологості. Це є найчастіше лучні (*W. intermedia*, *P. callipygos*, *L. cyaneus*, *B. arvalis*, *I. viridis*, *N. zakarpatica* та ін.), лучно-степові (*X. maritima*, *B. parvula*, *P. pratensis*, *P. sakatoi*, *P. cassagnai* та ін.) та степові види (*F. afurcata*, *I. stepposus*) різної екологічної валентності (додаток Б). У досліджених варіантах лук регіону лучних форм разом з лісо-лучними виявлено 23-29 % від загального видового різноманіття, лучно-степових - 23-25 %, а степових відповідно 1-3 %.

Частка чисельності видів відкритого ландшафту в лучних таксоценах ногохвісток (лучних+лісо-лучних+лучно-степових+степових) в середньому становить 39,8%. За таксономічним спектром родин [48] лучна фауна належить до ізотомоїдно-ентомобріїдного типу.

Набір домінантів у різних варіантах лук дуже відрізняється між собою і мало перекривається в окремих біотопах. Найчастіше до кола домінантів входять такі домінантні й еудомінантні види як *S. pumilis*, *P. notabilis* і *F. quadrioculata*, Серед субдомінантів звичайними видами є *I. anglicana*, *M. macrochaeta*, *S. elegans*, *I. minor*, *L. cyaneus* і *L. lignorum*. Специфічними домінантами лучних біотопів були *X. uniseta*, *D. xerophila*, *M. florum*, *F. marchicus*, *P. minuta*, *I. anglicana*, *I. viridis*, *O. orientalis* та ін. Усі ці види екологічно пов'язані з відкритим ландшафтом.

Видове різноманіття досліджених таксоценів порівняно мале: в середньому $H' = 2,2$ біт. Це пов'язано як із малим показником α -різноманіття (15-38) і вирівняності чисельності видів у лучних біотопах (в середньому $J = 0,3$), а також порівняно високим рівнем концентрації домінування (в середньому $d = 0,42$).

У спектрах життєвих форм колембол досліджених дібров за відносним видовим багатством і чисельністю переважають верхньопідстилкові та нижньопідстилкові біоморфи, які сумарно складають 58,5-66,8% від загальної чисельності угруповання. В окремих лучних біотопах, у залежності від режиму зволоження, виявлено високу частку чисельності підстилково-грунтових, верхньогрунтових або глибокогрунтових біоморф. Однак, їх частка в різних екологічних умовах дуже змінюється і може відрізнитися на порядок.

Таким чином, характерною особливістю лучних угруповань колембол є велика просторова варіабельність параметрів екологічної структури населення колембол (спектрів життєвих форм і екологічних груп, структури домінування і набору домінантів, а також індексів різноманіття). Встановлено, що основною диференційною ознакою населення колембол лучних біотопів є значна представленість видів відкритого ландшафту, що мають спеціальні адаптації для виживання в умовах дефіциту вологості.

5.3. Порівняльний аналіз угруповань колембол природних біотопів

Досліджені біотопи Закарпатської низовини мають середній рівень насичення середовища видами ногохвісток. Зокрема, ємність середовища для колембол на рівні ценотичного α -різноманіття є подібною у більшості досліджених біотопів Закарпатської рівнини. Вона може змінюватися у межах 15-38 видів і залежить переважно від сезонних кліматичних умов, рідше від екологічного режиму конкретного едафотопу (див. розділ 4). На рівні точкового α -різноманіття (грунтова проба) у лісових, чагарникових і лучних біотопах зафіксовано в середньому 5,2 – 6,6 видів колембол. У градієнті зволоження досліджених рослинних угруповань не виявлено чітких тенденцій зміни цього параметру різноманіття ногохвісток.

Показник щільності населення ногохвісток у досліджених типах біотопів є дуже динамічним у часі та просторі. Він найбільше залежить від гідротермічних умов у конкретних біотопах і річних змін клімату. В дубових лісах і ксеротермних чагарниках цей показник коливається в межах 6,1 – 16,6 тис. ос./м², досягаючи найбільших значень в мезофітних умовах (розділ 4). В лучних біотопах щільність населення ногохвісток є меншою, ніж у лісах і варіює у вужчому діапазоні значень від 4,6 до 9,9 тис. ос./м². Найбільші значення цього показника для лучних таксоценів колембол також зафіксовано у мезофітних умовах едафотопу.

Встановлені закономірності узгоджуються з літературними даними [53, 73, 210, 221]. Відомо, що загальна чисельність населення ногохвісток залежить не тільки від екологічної специфіки біотопу, але й від сезонної динаміки ключових абіотичних факторів [73]. Зокрема, для лісових біотопів лісостепової зони виявлена пряма залежність між кривими сезонної динаміки чисельності населення ногохвісток і сумарних місячних опадів [120].

В досліджених біотопах регіону до кола потенційних домінантів (які виявлені у складі домінантного ядра хоча б один раз) входить 26 видів колембол або 14,2 % фауни Закарпатської рівнини (табл. 5.1). Їх щільність у

різних едафотопах може змінюватися у десятки і навіть сотні разів. За узагальненими даними в конкретних типах біотопів виявлено від 5 до 9 домінуючих видів. На їхню частку сумарно належить 73-95% чисельності таксоцену. Найпоширенішими домінантними (масовими) видами в природних біотопах є еврибіонтні види *P. notabilis*, *F. manolachei*, *S. pumilis*, що мають космополітні або субкосмополітні ареали поширення. Лише перший вид домінував у всіх типах досліджених лісів і лук, а також у чагарнику. Два останніх входили до складу чотирьох варіантів біотопів в якості еудомінанта, домінанта або субдомінанта. П'ять таксонів домінували в трьох варіантах біотопів. Решта масових видів мають певні екологічні обмеження і тому можуть переважати за чисельністю лише в окремих едафотопах. Зокрема, в одному з едафотопів домінували 16 видів колембол.

У досліджених едафотопах найчастіше домінували види з родини Isotomidae (всього 10 видів). Виявлено по 4 домінантних види з родин Tullbergiidae і Entomobryidae (табл. 5.1). Частка чисельності ізотомід складає 34-70% від загальної в таксоцені. Решта родин у досліджених біотопах мають переважно невисокі значення відносної чисельності. Лише у відповідних умовах еколого-адаптивний потенціал родин реалізується максимально й частка їх чисельності може різко зростати. Наприклад, домінантні види з родини Sminthurididae у лісових і чагарниковому біотопах мають 0,2-4,4 % від усіх виявлених особин ногохвістків і лише на луках їх відносна чисельність зростає до 15-32 %.

Більшість домінантів колембол – це еврибіонти з широкими ареалами (табл. 5.1). Вони домінують у різних екологічних умовах. Однак, серед них є форми з вузькою екологічною валентністю. Це, зокрема, мезофільні лісові *P. horaki* і *F. penicula*, ксерорезистентні види відкритого ландшафту *D. xerophila*, *I. anglicana*, *O. orientalis*, *F. marchicus*, *I. steposus* та *S. pumilis*, а також гігрофільні *S. schoetti* і *C. mosquensis*. Згідно правила стаціональної вірності Бей- Бієнка [5], вони досягають найбільшої чисельності у відповідних типах біотопів. Тобто

Таблиця 5.1

Відносна чисельність (у % від загальної таксоцену) домінантних видів колембол у різних типах природних біотопів Закарпатської низовини

Види	Варіанти біотопів						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
	←				→		
<i>Ceratophysella mosquensis</i>			8,7	2,7			
<i>Xenylla uniseta</i>					7,2		
<i>Protaphorura armata</i>		3,1		0,8	0,8	4,6	
<i>Doutnacia xerophila</i>		2,8	0,9	0,4	6,2		1,7
<i>Mesaphorura florum</i>	0,8		0,1	0,1	2	0,2	4,6
<i>Mesaphorura hylophila</i>	1,9	3,3	0,4	0,8	1,5	1,6	0,9
<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	5,5	4,3	1	2	2,9	1,9	3,5
<i>Folsomides marchicus</i>					9,2		
<i>Folsomia quadrioculata</i>	3,4	2,9		0,1	0,1	5,1	13
<i>Folsomia manolachei</i>	49	28	48	44,1	1,6	0,4	
<i>Folsomia penicula</i>		8,5	12	5,2	0,1		
<i>Proisotoma minuta</i>					0,2	0,6	7,4
<i>Isotomiella minor</i>	2,7	2,4	2,1	5,4	1,4	5,4	4,8
<i>Parisotoma notabilis</i>	11	28	4,1	8,2	15	12	6,5
<i>Isotoma anglicana</i>			0,1		0,6	4,7	3,9
<i>Isotoma viridis</i>	1,1					5,8	
<i>Isotomurus stepposus</i>			0,2	0,1	6,2		
<i>Oncopodura crassicornis</i>			3,5	1,5			
<i>Orchesella orientalis</i>			0,1	0,1	3,2		
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i>			1,3	0,8	1,3	7,9	
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	1,1	0,9	1,3	2,1	1,8	3,3	
<i>Pseudosinella horaki</i>	0,2	2,5	6,4	7,3	0,9		
<i>Sminthurides schoetti</i>					0,3	0,7	3,5
<i>Sphaeridia pumilis</i>	4,4	0,9	0,2	1,7	20	15	32
<i>Sminthurinus aureus</i>	0,4	1,7	1,3	3,4	0,4	2,1	1,4
<i>Sminthurinus elegans</i>		0,7	3,3	5,8	3,2	0,7	1,3
Частка чисельності домінантних видів (%)	82	90	95	92,6	85	73	85

Примітка. *Біотопи*: I – заплавні дубово-в’язово ясеневі, II – субпанонські дубово-грабові, III – панонські ксеротермні дубові, IV – ксеротермні субпанонські чагарники, V – субпанонські лучно-степові, VI – низинні лучні, VII – заплавно-лучні. Напівжирним шрифтом помічені значення відносної чисельності, що рівні або вищі ніж 3,2 %. Стрілки показують напрям збільшення вологості у рядах біотопів.

мезофільні види ногохвісток найчастіше входять до ядра домінантів у лісових біотопах, ксерорезистентні – лучних і лучно-степових, а гігрофільні – заплавних.

У градієнті вологості дубових лісів і лук відмічено подібні тенденції зміни складу домінантів колембол у відповідності до їх екологічних преференцій та адаптивних можливостей. Відмінності між лісовими і лучними біотопами стосуються лише складу домінантних видів та динаміки їх відносної чисельності в рядах едафотопів за градієнтом вологості. Біотопна диференційованість населення колембол на луках є більшою, ніж у лісах, про що свідчать набори масових видів (табл. 5.1). Якщо в лісах до складу домінантів входило сумарно 11 видів, то на луках 19. Спільними домінантами для обох типів біотопів було всього 5 видів колембол.

Оскільки різні види досліджених угруповань колембол мають свою специфіку параметрів різноманіття, тому для формалізації цих даних нами використано метод Q-статистики [207]. Він є мало чутливим до об'єму вибірки та ілюструє перебудови в структурі домінування, які скорельовані, насамперед, зі змінами видового багатства, а не відносною чисельністю видів (рис. 5.1). Індекс Q відображає величину нахилу прямої лінії до осі абсцис, не надаючи переваг жодній з груп, ні дуже чисельних ні рідкісних видів. Чим більше значення Q, тим вищий рівень біотопного різноманіття колембол.

Представлені на рисунку 6.1 результати проведеного аналізу показують, що лісові таксоцени колембол в цілому є менш різноманітні, ніж чагарниковий і два лучних. Лише на заплавній луці виявлено найменше різноманіття ногохвісток серед усіх природних біотопів. Це обумовлено, насамперед, скорельованістю індексу Q з показником загального видового багатства, а також структурою домінування таксоцену. Очевидно, що в лісах едифікаторна роль деревостану є сильнішою, ніж трав'яної рослинності на луках. Тому в лісових біотопах зберігаються стабільніші екологічні умови, ніж у лучних. Слабка едифікаторна роль трав'яних рослин сприяє змінності едафічних умов у часі й просторі та посилює гетерогенність середовища в лучних екосистемах. У

результаті цього, на луках спостерігається зростання загального різноманіття ногохвісток і розширення кола домінантних видів.

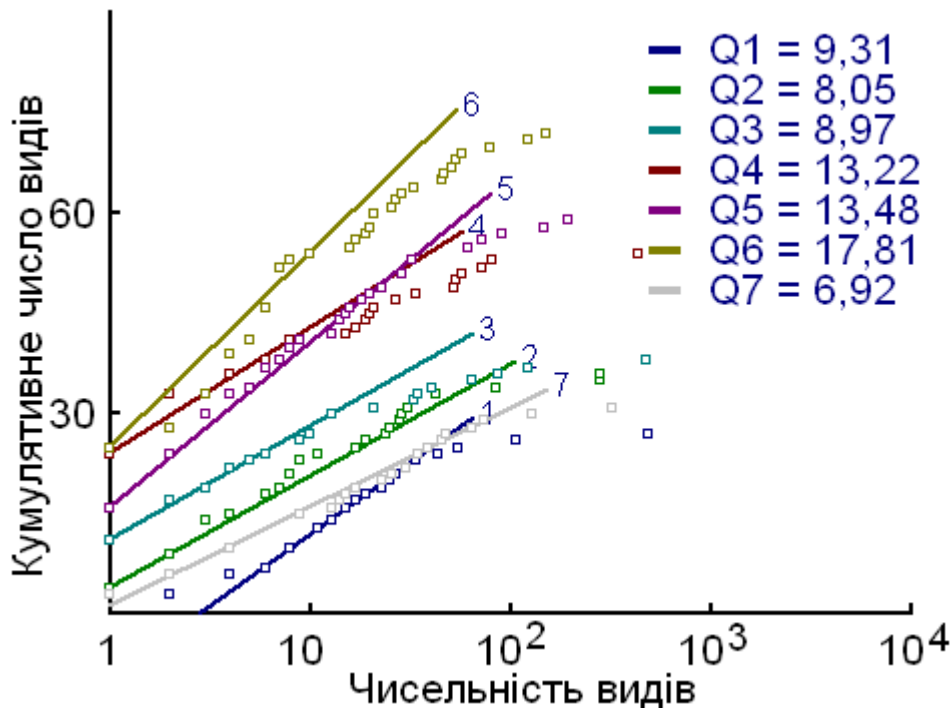


Рис. 5.1. Специфіка різноманіття колембол у різних типах природних біотопів, формалізована методом Q-статистики. По осі абсцис відкладено відносну чисельність видів у логарифмічному масштабі (\log_{10}). Назви біотопів 1 - 7 (= I - VII) як у табл. 5.1.

До подібних висновків приводять результати дослідження спеціалістів [52, 57, 73]. Зокрема, порівняльний аналіз суходільних і заплавних лук з лісами в межах бореального поясу Східної Європи показав, що щільність і ценотичне α -різноманіття ногохвісток є помітно меншими на луках [73]. Однак, багаторічні щомісячні обліки дозволили виявити до 50 видів колембол в ґрунті конкретного лучного біотопу, що співрозмірно з загальним різноманіттям цих тварин у лісах. Це свідчить про високу динамічність населення ногохвісток в часі та непередбачуваність таких змін.

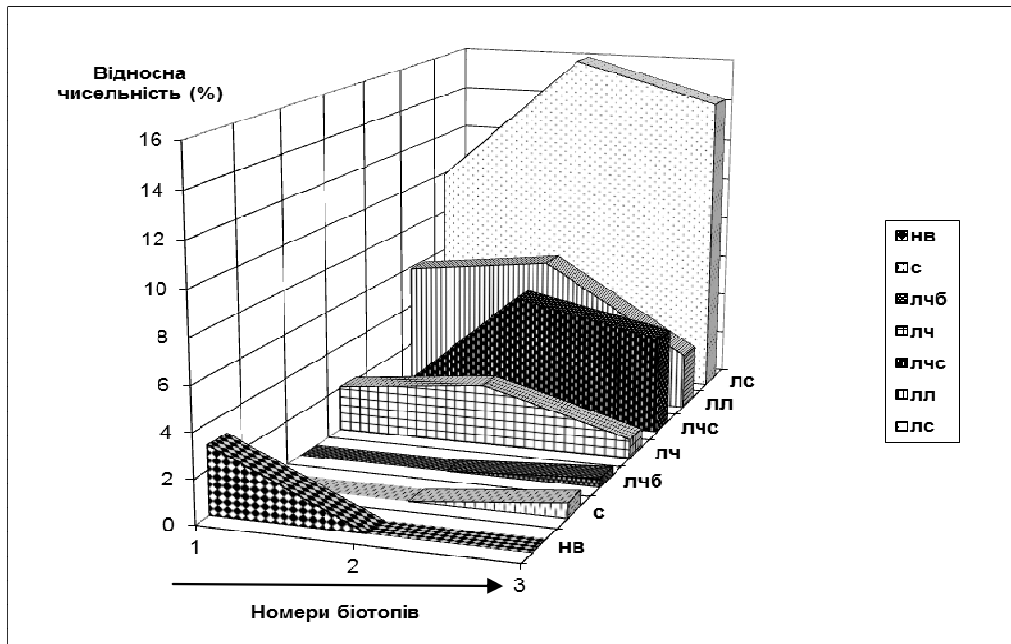
Порівняння таксоценів колембол заплавної луки та заплавної діброви Чорноморського біосферного заповідника показало, що луку населяє в 1,3 рази більше видів, ніж ліс [52]. Тоді як загальна щільність населення цих педобіонтів в обох біотопах залишалася подібною.

У градієнті вологості едафотопу досліджених лісів і лук відмічено характерні зміни таксономічного складу колембол, обумовлені еколого-адаптивними можливостями видів населяти певні типи середовища. Зокрема, в ряду дубових лісів при зменшенні вологості ґрунту спостерігається збільшення відносного видового багатства лучно-степових і степових форм на фоні зменшення – лучних і навколоводних (розділ 4). Найбільшу частку лісових видів зафіксовано в мезофітному варіанті дубово-грабового лісу. У ряду лучних біотопів за вказаним градієнтом вологості відмічено зменшення частки видового різноманіття навколоводних і лучно-болотних видів, поряд із збільшенням – лісових. Частка лучних, лучно-степових та степових форм залишається приблизно однаковою у різних варіантах лучних біотопів.

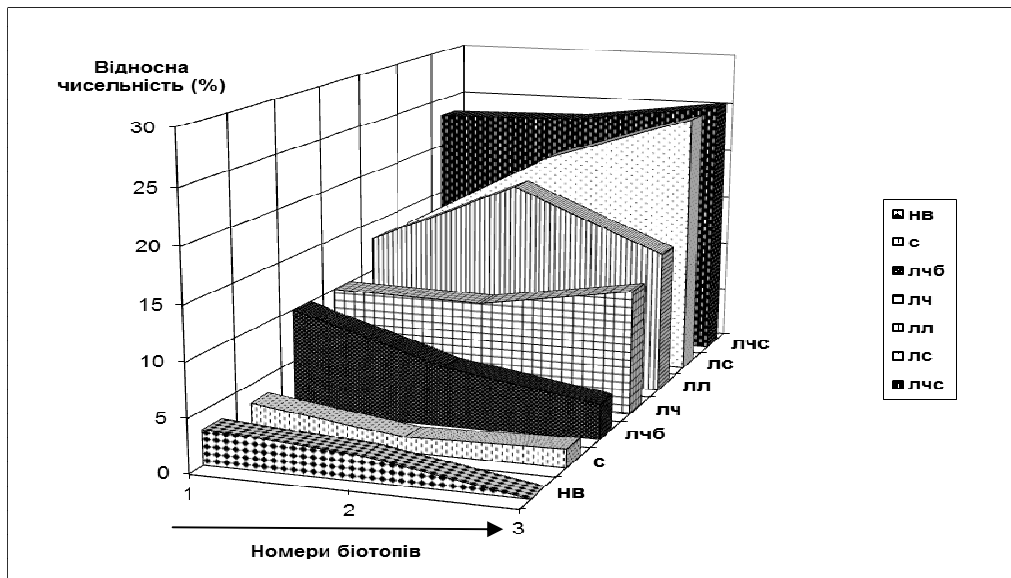
Подібні зміни екологічної структури таксоценів ногохвісток за вказаним градієнтом вологості едафотопу відмічено й за показником відносної чисельності (рис. 5.2). З аналізу виключені евритопні форми для кращої візуалізації змін інших біотопних груп. У рядах лісових і лучних біотопів за вказаним градієнтом середовища відбувається зменшення відносної чисельності навколоводних і лучно-болотних таксонів та відповідне збільшення – лісових, лучних і лісо-лучних (на луках), лучно-степових і степових. Варто підкреслити, що такі зміни краще виражені в ряду лучних біотопів, ніж лісових.

Отже, градієнт вологості едафотопу дозволяє різним видам ногохвісток максимально реалізувати свій біотичний потенціал лише в певному діапазоні дії цього фактора. Різні екологічні преференції колембол обумовлюють взаємозаміну видів у градієнті вологості, підтримуючи високе різноманіття конкретних біотопних комплексів цих тварин. Цей екологічний механізм взаємозаміни таксонів ногохвісток забезпечує просторову континуальність хорології різноманіття даної групи організмів [53].

Аналіз подібності таксоценів колембол природних біотопів, проведений методами кластерного аналізу та багатомірного шкалювання (у матриці для



А



Б

Рис. 5.2. Зміни екологічної структури таксоценів колембол у градієнті вологості лісових (А) і лучних (Б) біотопів. *Біотопні групи ногохвісток*: нв – навколводна, лчб – лучно-болотна, лч – лучна, лчс – лучно-степова, с – степова, лл – лісо-лучна, лс – лісова. *Біотопи*: А1 - заплавні дубово-в'язово ясеневі, А2 – субпанонські дубово-грабові, А3 – паннонські ксеротермні дубові, Б1 - заплавно-лучні, Б2 – низинні лучні, Б3 – субпанонські лучно-степові. Стрілки показують напрям зменшення вологості у рядах біотопів 1-3.

розрахунків враховували видовий склад і відносну чисельність усіх видів) показав, що вони утворюють дві групи за належністю до певного типу середовища: 1) лісові+чагарникові, 2) лучні (рис. 5.3 і 5.4). Він, в цілому,

підтверджує диференційованість населення колембол в лісових, чагарниковому і лучних біотопах.

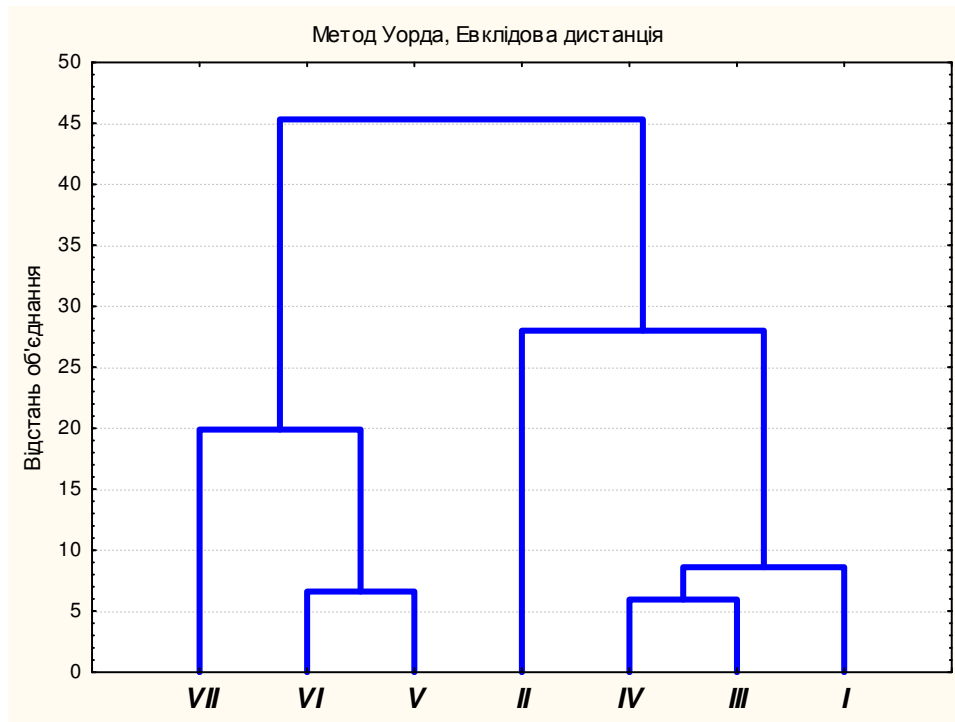


Рис. 5.3. Групування досліджених таксоценів ногохвісток методом кластерного аналізу. Назви біотопів I - VII як у табл. 5.1.

Однак, варто підкреслити, що за видовим складом і структурою домінування лісові таксоцени відрізняються один від одного більше, ніж лучні. Основна причина цього – специфічність населення колембол в субпанонському дубово-грабовому лісі (біотоп II на рисунках). Можливо, це обумовлено особливостями локальних екологічних умов даного рослинного угруповання, які нами не враховані в порівняльному аналізі. Тоді як, два крайніх за градієнтом вологості варіанти дібров разом з чагарниковим біотопом об'єднуються в один кластер на високому рівні подібності. Приєднання чагарникового біотопу (IV) до ксеротермного дубового (III), пов'язано не тільки з їх близьким розташуванням на Чорній горі, але й специфікою засушливих умов едафотопу.

Лучні таксоцени колембол ординуються у визначеній системі координат на рис. 5.3 відповідно до градієнту вологості середовища. Тобто найбільш

специфічним є заплавно-лучний таксоцен (біотоп VII). Два інших хоч і є подібними між собою за параметрами різноманіття ногохвісток, але зберігають певну специфічність.

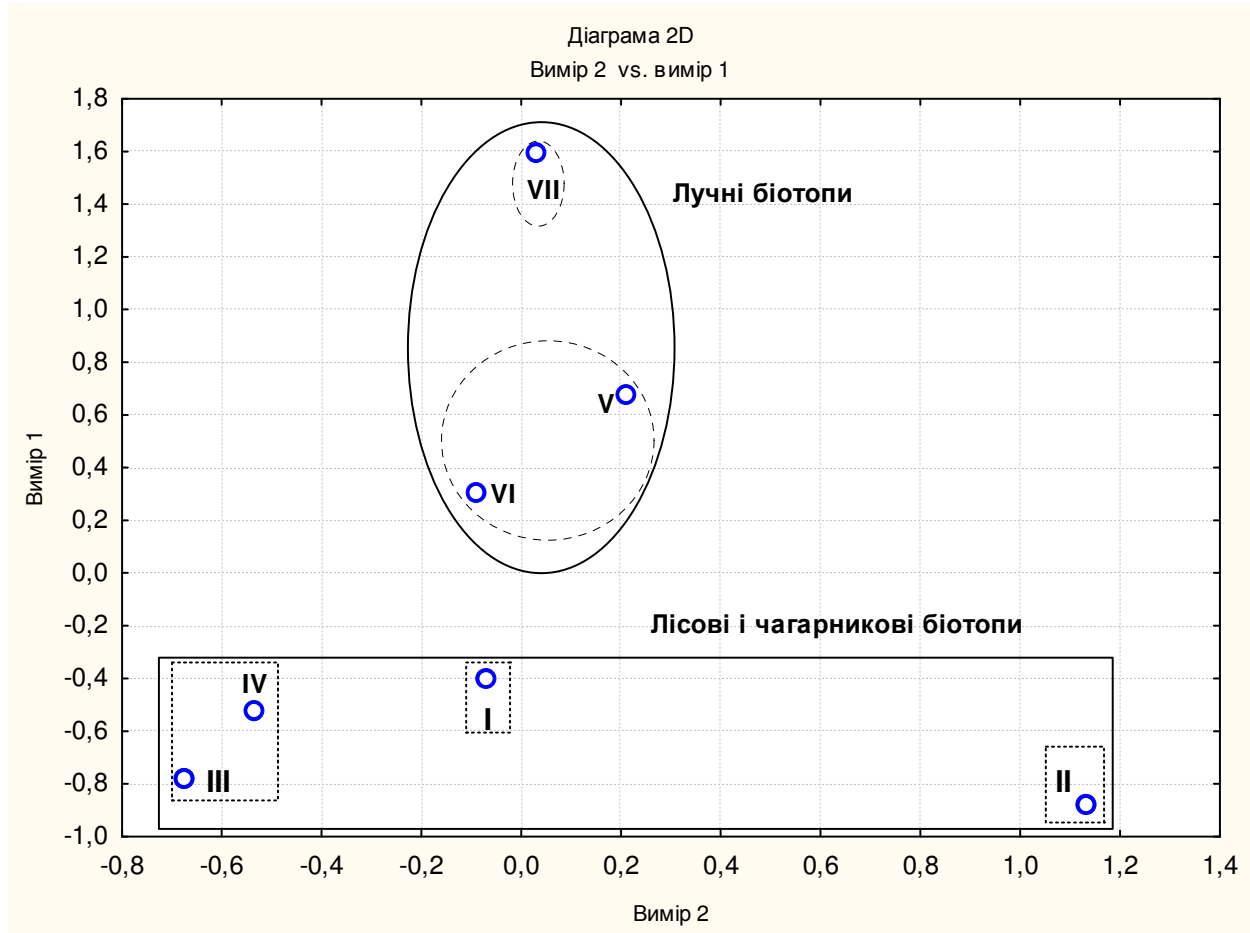


Рис. 5.4. Групування досліджених таксоценів колембол методом багатомірного шкалювання. Назви біотопів I - VII як у табл. 5.1.

Отже, таксономічний склад і структура населення колембол у лісових і лучних біотопах Закарпатської рівнини залежать від режиму вологості едафотопу. Важливе значення для диференціації населення ногохвісток мають також едифікаторні властивості рослинного покриву, біотичний резерв сусідніх оселищ, а також розташування конкретного біотопу по відношенню до основних фауногенетичних центрів регіону. Різні типи досліджених таксоценів відрізняються за видовим складом, набором домінантів і екологічною структурою.

Біотопна диференційованість населення колембол на луках є більшою, ніж у лісах, про що свідчать набори масових видів. Мезофільні види ногохвісток найчастіше входять до ядра домінантів у лісових біотопах, ксерорезистентні – лучних і лучно-степових, а гігрофільні – заплавних. Досліджені біотопні колемболофауни перебувають під впливом не тільки карпатського фауногенетичного центру, але й зональних біомів, що розташовані поряд з Закарпатською рівниною.

В екологічній структурі досліджених біотопних комплексів ногохвісток присутні одночасно представники різних біотопних груп: лісових, лучних, лучно-степових, степових, евритопних та ін. Однак, в конкретних едафотопах найвищою є частка тієї групи видів, що спеціалізована до даного типу природних умов (наприклад, для лісу – лісових, для луки – лучних і лучно-степових). У градієнті вологості однотипних біотопів відбуваються закономірні зміни таксономічного складу у відповідності до еколого-адаптивних можливостей окремих видів населяти певні типи середовища.

РОЗДІЛ 6

АНТРОПОГЕННІ ФАКТОРИ ДИФЕРЕНЦІАЦІЇ НАСЕЛЕННЯ КОЛЕМБОЛ

Антропогенні зміни природного середовища – одна з глобальних проблем сучасності. Серед різних способів впливу людини на природу важливе значення за своїм масштабом прояву мають урбанізація та гідромеліорація. Закарпатська низовина є однією з найбільше антропогенно трансформованих рівнин Європи [64]. Основні зміни середовища в цій частині Закарпаття пов'язані з активною розбудовою населених пунктів, гідромеліоративними заходами в долинах річок, а також веденням дрібного господарства. Значна фрагментація природного середовища на Закарпатській низовині породжує багато проблем із збереженням та відтворенням біотичного різноманіття.

Важливим компонентом тваринного населення суші є педобіонти. За рівнем різноманіття вони є однією з провідних груп у наземних екосистемах, оскільки їх частка становить близько 95 % видового багатства і маси тварин, що населяють ландшафт [70]. На сьогодні, до кінця не зрозуміло, як різні форми господарювання впливають на ґрунтові організми і як можна запобігти негативним наслідкам людської діяльності. Групу колембол розглядають як один з інформативних модельних об'єктів для біоіндикації антропогенного впливу на ґрунтове середовище [24, 73, 93].

Вирішення проблеми оптимізації ґрунтового режиму на землях, освоєних господарською діяльністю людини залежить від створення умов, що підтримують комплекс організмів ґрунтоутворювачів. У зв'язку з цим важливо протестувати вплив різних господарських заходів на комплекси колембол і визначити межі стійкості таксоценів цих ґрунтових тварин до антропогенних порушень середовища.

Особливості таксономічного складу і структури таксоценів колембол, в умовах антропогенного впливу на екосистеми, розглядали на прикладі урбаногенної трансформації середовища та гідромеліорації заплавної луки.

6.1 Вплив урбанізації

Урбанізація – один з потужних факторів антропогенного впливу на природне середовище, який призводить до деградації ґрунтів та зміни параметрів різноманіття педобіоти. З літератури відомо, що колемболи є однією з небагатьох груп ґрунтових тварин, які зберігають високу чисельність і таксономічне різноманіття у міських біотопах та можуть використовуватися для біоіндикації стану екосистем [73, 159-166, 221, 222].

Дослідження колембол урбанізованих біотопів України мають тривалу історію. Перша праця, що присвячена вивченню міської фауни колембол, була опублікована в середині XIX століття і належить польському натуралісту Г. Бельке [172]. Він вказує для Кам'янця-Подільського всього три види колембол, а саме *Allacta fusca* (Linnaeus, 1758), (?) *Desoria tigrina* Nicolet, 1842 і *Entomobrya nivalis* (Linnaeus, 1758). Зростаючий інтерес до вивчення ногохвісток урбанізованого середовища з'явився лише через наступні 135 років. Широкомасштабні дослідження міської фауни колембол були проведені у м. Львові І.Я. Капрусем [38, 194], а згодом Ю.Ю. Шрубович [159-166]. За результатами проведеної роботи виявлено близько 150 видів ногохвісток, досліджено структуру їх населення та зміни комплексів у градієнті урбанізації. Згодом були відновлені дослідження ногохвісток і в урботопах м. Кам'янця-Подільського [46], які дозволили виявити на цій території 139 видів і встановити їх біотопний розподіл. Фауну і населення колембол урбанізованих ландшафтів м. Кривий Ріг вивчали М.В. Таращук і Т.В. Горбань [130]. Вони провели аналіз розподілу 63 видів в 4 ландшафтно-побутових зонах міста. Аналогічні дослідження проведені в містах Варшава [220, 221] і Москва [73, 222].

В результаті проведених досліджень встановлено, що урбокомплекси ногохвісток мають деякі характерні особливості, зокрема: 1) високе видове багатство як результат гетерогенності середовища; 2) широкий діапазон коливання чисельності в ряді біотопів; 3) збільшення різноманіття

еврибіонтних видів і зменшення – стенотопних, а також заміна мезофільних таксонів ксерорезистентними в спектрах екологічних груп; 4) зменшення частки підстилкових і ґрунтових видів за рахунок збільшення – поверхневих у спектрах життєвих форм.

Перші фауністичні дослідження ногохвісток урбанізованих біотопів Закарпаття проведені С.І. Давидовичем [31], який виявив 70 видів у парках, скверах, на луках і газонах міста Ужгорода, а також в напівнатуральних дубових лісах по його околицях. Серед них у межах міста було виявлено всього 53 види. Нами продовжено вивчення населення колембол різних біотопів м. Ужгорода та вперше розпочато дослідження у паркових екосистемах м. Виноградів.

За матеріалами проведеної роботи виявлено 79 видів ногохвісток, з яких у м. Ужгороді - 62, у м. Виноградів – 28 (табл. 6.1, розділ 6.3, додаток В). Разом з матеріалами С.І. Давидовича [31] загальний список дослідженої урбофауни Закарпаття склав 96 видів, що належать до 55 родів і 16 родин. У паркових біотопах міст Ужгорода і Виноградова нами сумарно виявлено 42 види, скверах – 26, на газонах – 22 і винограднику – 18. Аналогічно змінюється центичне α -різноманіття ногохвісток (серія з 20 ґрунтових проб) від 25 до 11 видів у ряду досліджених урботопів (табл. 6.1). Ємність середовища для колембол на рівні точкового α -різноманіття (в середньому на ґрунтову пробу) також є різною у досліджених урботопах. Найбільші значення цього показника відмічено в паркових біотопах (6,5-6,9 видів), середні – у сквері та винограднику (5,2-5,8) і найменші на газонах (2,3-2,9). Для порівняння зазначимо, що у контрольному грабово-дубовому лісі в одній ґрунтовій пробі в середньому виявлено 6,6 видів.

Аналіз показника внутрішньоцентичного β -різноманіття показує, що найбільша контрастність внутрішньоцентичних умов для ногохвісток виявлена на газонах (β -різном. = 3,4), середня – у винограднику та сквері (2,4) та найменша – в парках (2,0). В контрольному дубовому біотопі цей показник дорівнює 2,2 одиниці.

Таблиця 6.1

Видовий склад і відносна чисельність колембол (у % від загальної щільності угруповання) в урбанізованих біотопах Закарпаття

Вид	Біотопи						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
<i>I</i>	2	3	4	5	6	7	8
<i>Hypogastrura viatica</i>				1,5			
<i>Hypogastrura vernalis</i>			2,5	4,3			
<i>Ceratophysella denticulata</i>	1,6						
<i>Willemia scandinavica</i>		0,1	0,3				
<i>Choreutinula inermis</i>	2,2						0,1
<i>Brachystomella parvula</i>					7,1		2,3
<i>Friesea truncata</i>	2,8						0,1
<i>Pseudachorutes parvulus</i>	0,2						
<i>Anurida tullbergi</i>							0,2
<i>Neanura muscorum</i>							0,1
<i>Protaphorura armata</i>	3,3					0,7	
<i>Protaphorura pannonica</i>	0,3						
<i>Protaphorura subarmata</i>		3,7		1,9			
<i>Thalassaphorura encarpata</i>							1,8
<i>Orthonychiurus stachianus</i>		0,4					
<i>Deutheraphorura frasassii</i>							0,1
<i>Agraphorura cf. naglitshi</i>							0,5
<i>Mesaphorura critica</i>			5,4	4,3			
<i>Mesaphorura simoni</i>							0,6
<i>Mesaphorura hylophila</i>	1,3	2,5	2,3			4,6	
<i>Mesaphorura florum</i>		1,9	1,4		2,5	4,6	
<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	4,4	3,4		6,8			
<i>Mesaphorura sylvatica</i>	0,5		0,4		0,8	2	
<i>Doutnacia xerophila</i>	1,2	0,3					
<i>Stenaphorura denisi</i>						2	
<i>Stenaphorura quadrispina</i>			0,5				
<i>Neonaphorura zakarpatica</i>		0,1					
<i>Paratullbergia macdougalli</i>						0,7	
<i>Folsomides parvulus</i>			0,7				
<i>Isotomodes productus</i>					0,8		
<i>Folsomia candida</i>			2,1			1,4	3,4
<i>Folsomia manolachei</i>	27,3	26,6	7,1				
<i>Folsomia penicula</i>	4,5	5,5					
<i>Folsomia similis</i>					0,5		
<i>Parisotoma notabilis</i>	28,2	31,7	39,1	51		29,1	67,2
<i>Proisotoma minuta</i>							0,1
<i>Isotomiella minor</i>	2,7	4,2	1,2				
<i>Isotoma anglicana</i>						3,3	0,2
<i>Hemisotoma orientalis</i>	2,1						
<i>Hemisotoma termophila</i>					2,5		
<i>Desoria intermedia</i>		0,4					
<i>Desoria fennica</i>			0,1			15,2	

Продовж. табл. 6.1

<i>Desoria violacea</i>						1,3		
<i>Entomobrya puncteola</i>	0,3							
<i>Entomobrya multifasciata</i>				1,4				
<i>Entomobrya marginata</i>			4,6	13				
<i>Orchesella cincta</i>	0,5	2,1		2,6			1,8	
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i>		1,7		4,9			4,1	
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	4,2	5,4	6,7	2,1		4		
<i>Lepidocyrtus violaceus</i>			0,9		1	1,3		
<i>Lepidocyrtus ruber</i>					1,7			
<i>Pseudosinella alba</i>	2,1	0,2	4,4			6,6	0,9	
<i>Pseudosinella horaki</i>	3,4	4,2	2,1				0,1	
<i>Cyphoderus albinus</i>						1,3	0,6	
<i>Tomocerina minuta</i>	1,7	1,6	0,9					
<i>Pogonognathellus flavescens</i>	0,5	1,5						
<i>Megalothorax minimus</i>	2,3	1,1	0,8			13,2	0,2	
<i>Arrhopalites caecus</i>			0,6					
<i>Heteromurus nitidus</i>		0,2	0,7					
<i>Sminthurinus aureus</i>	1,7		5,3			1,4	0,8	
<i>Sminthurinus elegans</i>	0,3	0,9	2,3	6,2	14		1,6	
<i>Sphaeridia pumilis</i>	0,6	0,3	8,1		68	7,3	13,2	
<i>Stenacidia violacea</i>					1,7			
<i>Capraínea marginata</i>							0,1	
<i>Dicyrtoma fusca</i>							0,1	
Всього видів:	65	26	24	25	12	11	18	24
Щільність, тис. ос./м²	11,5	12,7	9,4	2,14	1,77	4,53	8,35	

Примітка. Біотопи: I – контрольний грабово-дубовий ліс (околиці м. Ужгород), II – Боздоський парк у межах м. Ужгород, III – сквер «Петефі» (м. Ужгород), IV – газон на проспекті Свободи (м. Ужгород), V – газон на набережній р. Уж (м. Ужгород), VI – виноградник (околиці м. Ужгород), VII – парк культури ім. Ж. Перені (м. Виноградів).

Загальна чисельність колембол у досліджених біотопах також варіює в широких межах (табл. 6.1). Найвищі значення щільності населення цих педобіонтів відмічено в контрольному грабово-дубовому лісі, а також міських парках і скверах. В умовах газонів і виноградника цей показник зменшується в кілька разів, а окремі ґрунтові проби повністю позбавлені ногохвісток. Причини різної чисельності колембол можна пов'язати з відмінністю гідротермічних умов та запасів органічної речовини в ґрунті досліджених біотопів [73, 166, 221].

Аналіз таксономічної структури колемболофауни паркових біотопів

показав, що за відносним видовим багатством переважають Isotomidae (20,5 % від загального різноманіття), Tullbergiidae (15 %), а також Entomobryidae та Onychiuridae (по 12,5 % кожна) (табл. 6.1). Порівняно високе видове різноманіття виявлено також у родині Neanuridae (7,5 %). В едафотопіях під міськими газонами переважають представники родин Entomobryidae (33,3 %) і Tullbergiidae (19,1 %). Частка видів з родини Isotomidae складає всього 14,3 %, а Neanuridae відсутні повністю.

В едафотопіях під виноградником та сквером представленість родин ногохвісток є подібною: за відносним видовим багатством переважають Isotomidae (24-31,6 %), Tullbergiidae (20-26,3 %) і Entomobryidae (15,8-20 %). Однак, в ґрунті під виноградником зовсім не виявлено представників родини Нурогаструридає порівняно з сквером. Таксономічна структура фауни ногохвісток контрольного дубового лісу є загалом подібною до такої в паркових біотопах.

Найбагатшими за кількістю видів родами в урбанізованих біотопах регіону були *Mesaphorura* (3-5 видів в окремих варіантах едафотопів), *Lepidocyrtus* (2-4), та *Folsomia* (2-3) (табл. 6.1). Однак, більшість родів в досліджених урботопах представлені всього 1 видом. Незважаючи на низьке різноманіття більшості родів ногохвісток в урбофауні Закарпаття, можна виділити види, які приурочені до певних типів біотопів. Зокрема, паркові едафотопи преферують *T. encarpata*, *D. frasassii*, *A. cf. naglitshi*, *M. simoni*, *N. zakarpatica*, *C. marginata*, *D. fusca*, едафотопи під газонами – *H. viatica*, *I. productus*, *F. similis*, *H. termophila*, *E. multifasciata*, *S. violacea*, а також під виноградником – *P. macdougalli*, *S. denisi*, *I. anglicana* і *D. violacea*.

В різних типах урбанізованих біотопів Закарпаття можуть домінувати 23 види ногохвісток, на частку яких належить 75,6-88 % чисельності таксоцену (табл. 6.1). В окремих біотопах їх може бути від 3 до 9. Серед масових видів часто трапляються еудомінанти, відносна чисельність яких може досягати до 70 % від загальної. Лише у винограднику їх не виявлено. Не встановлено жодного виду, який би домінував в усіх досліджених урботопах одночасно. Лише в

п'ятьох з шести досліджених біотопів за чисельністю переважав *P. notabilis*, чотирьох – *S. pumilis*, трьох – *L. lignorum*. Решта масових форм очевидно мають певні екологічні обмеження і домінували лише в 1-2 біотопах.

Склад масових видів дуже змінюється у ряду досліджених урботопів (табл. 6.1). В парках і скверах найчастіше домінували еврибіонтні види разом з лісовими та лучними, на газонах – еврибіонти з лучними і компостними, а в винограднику – лише еврибіонти. Всього 11 видів ногохвісток були специфічними домінантами для окремих урботопів. Рецедентними та субрецедентними виявились 11-18 видів.

Отже, урбанізація значно розширює коло домінантних видів ногохвісток, порівняно з природними угрупованнями, і часто призводить до виникнення специфічних домінантів, що не характерні для непорушених біотопів (*H. vernalis*, *F. candida*, *D. fennica* та ін.). Це підтверджують літературні дані, отримані в таких великих містах як Москва, Варшава і Львів [73, 166, 221].

У таблиці 6.2 наведені значення непараметричних індексів різноманіття, які дозволяють поглибити уявлення про структуру населення ногохвісток. Аналіз цих індексів у досліджених таксоценах колембол показав, що найменше різноманіття зафіксоване в едафотопах під газонами, а також у парку ім. Перені (4, 6, 7), а найвище - в біотопах парку, скверу і виноградника (2, 3, 5). Низьке загальне різноманіття таксоценів колембол в умовах міських газонів пов'язано, насамперед, з зменшенням загального видового багатства ногохвісток, зростанням рівня домінування найчисельнішого виду, а також низьким показником вирівняності населення.

У парковому насадженні ім. Перені (Виноградів) населення колембол вирізняється високим видовим багатством і рівнем домінування найчисельнішого виду, але низьким рівнем вирівняності населення. Тому для цього біотопу інтегрований індекс різноманіття Шеннона є порівняно низьким у ряду досліджених таксоценів. Натомість, таксоцен ногохвісток у ґрунті під виноградником має інші особливості: низький рівень загального видового

багатства і домінування найчисельнішого виду, а також високу вирівняність населення.

Таблиця 6.2

Параметри різноманіття урбанізованих таксоценів колембол Закарпаття

Індекси різноманіття	Біотопи						
	нарастання урбопресу →						
	1	2	3	4	5	6	7
D	0,17	0,19	0,18	0,47	0,14	0,29	0,43
d	0,28	0,32	0,39	0,67	0,29	0,51	0,68
H	2,37	2,19	2,36	1,34	2,32	1,76	1,18
E	0,83	0,81	0,82	0,53	0,86	0,71	0,86
J	0,73	0,69	0,73	0,42	0,8	0,71	0,51
I _{Bg}	0,41	0,37	0,42	0,16	0,57	0,48	0,33
D _{Mn}	2,6	2,4	2,5	2,4	1,8	1,2	1
D _{Mg}	5,43	4,99	5,21	4,99	3,69	2,39	1,95
F _α	11,4	10	10,7	10	6,4	3,6	2,8

Примітка. *Показники*: D – індекс Сімпсона, d – індекс Бергера-Паркера, H – індекс Шеннона, E – індекс вирівняності Сімпсона, J – індекс вирівняності Шеннона, I_{Bg} – індекс вирівняності Базеса-Гібсона, D_{Mn} – індекс Менхініка, D_{Mg} – індекс Маргалефа, F_α – Фішер-альфа-індекс; *Біотопи*: 1 – контрольний грабово-дубовий ліс, 2 – Боздоський парк, 3 – сквер «Петефі», 4 – парк культури ім. Ж. Перені, 5 – виноградник, 6 – газон на проспекті Свободи м. Ужгород, 7 – газон на набережній р. Уж.

На рис. 6.1 параметри різноманіття урбанізованих таксоценів колембол формалізовано методом Q-статистики. Як видно з цього рисунка, найрізноманітнішими є таксоцени колембол у лісовому і паркових біотопах (1, 2, 3), для яких значення індексу Q вищими за 6,5 одиниць, а найнижчими – на газонах, у насадженні винограду, а також парку м. Виноградів.

Аналіз спектрів життєвих форм показав, що в урбанізованому середовищі спостерігається як випадання окремих біоморф із таксоценів колембол (підстилково-грунтової, кортицикольної та ін.), так і зміни їх представленості порівняно з контрольним варіантом (рис. 6.2, табл. 6.2). Найбільші зміни цих спектрів ногохвісток, порівняно з контрольною грабовою дібровою, відмічено на газонах і винограднику. В парках і скверах вони більше подібні на природні варіанти. Під впливом урбанізації відбувається зменшення представленості в

таксоценах представників нижньопідстилкової, підстилково-грунтової, атмобіонтної та кортицикольної біоморф і відповідно збільшення –

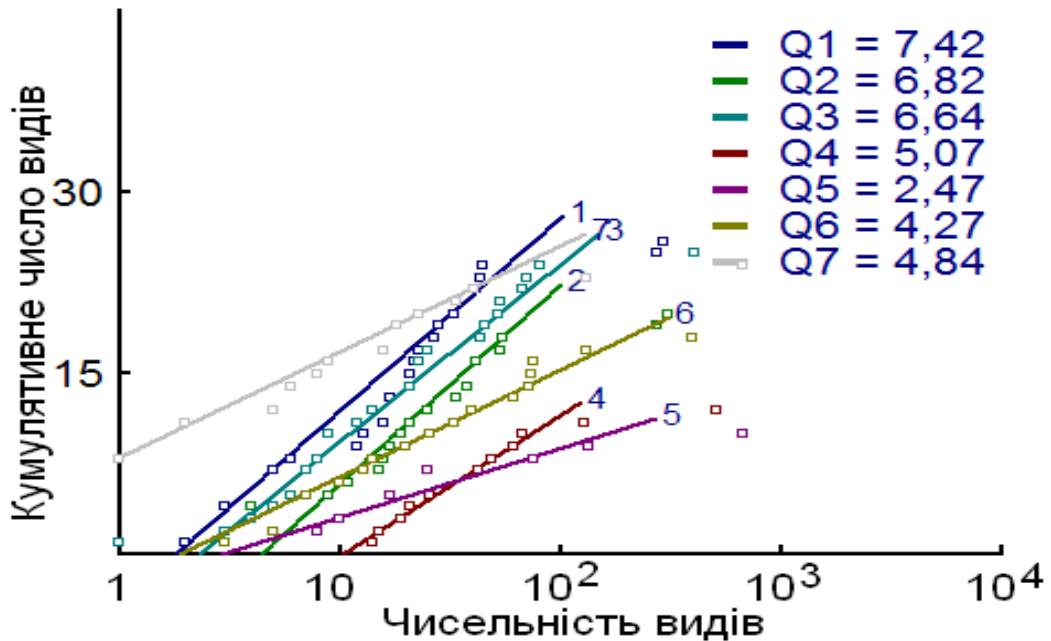


Рис. 6.1. Біотопна специфіка різноманіття колембол в урбосередовищі формалізована методом Q-статистики. По осі абсцис відкладено відносну чисельність видів у логарифмічному масштабі (\log_{10}). *Біотопи*: 1 – контрольний грабово-дубовий ліс, 2- Боздоський парк, 3 - сквер «Петефі», 4 - газон на проспекті Свободи м. Ужгород, 5 - газон на набережній р. Уж, 6 - виноградник, 7 - парк культури ім. Ж. Перені.

верхньопідстилкової і глибокогрунтової (табл. 6.2). Подібну динаміку представленості різних життєвих форм колембол у градієнті урбанізації можна спостерігати при аналізі показника відносної чисельності (рис. 6.2). Встановлені зміни в структурі спектрів життєвих форм досліджених біотопів частково узгоджуються з літературними даними, отриманими для таксоценів колембол у містах Львів і Москва [73, 166], але мають і власну специфіку. Особливості просторових змін спектрів життєвих форм в урбосередовищі м. Ужгорода полягають в непередбачуваності їх структури. Різні типи урботопів і місце їхнього розташування можуть по різному впливати на кількісне співвідношення біоморф у складі таксоценів колембол. Часто однакові типи урботопів мають специфічні спектри життєвих форм.

Порівняльний аналіз екологічних спектрів колембол показав, що в більшості урбанізованих біотопів присутні представники усіх комплексів

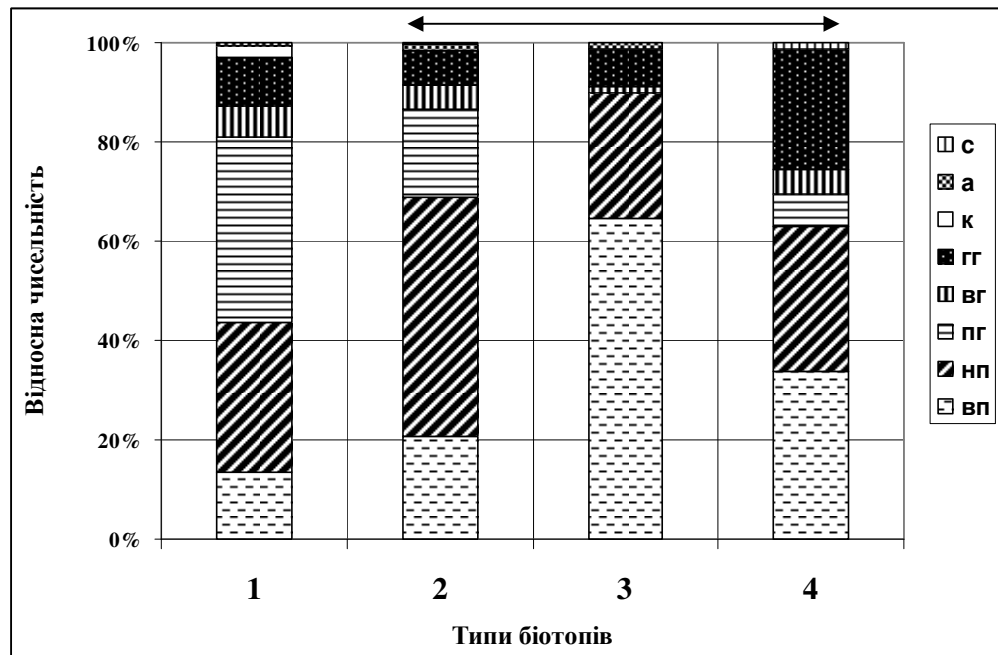


Рис. 6.2. Вплив урбанізації на спектри життєвих форм колембол. *Біотопи*: 1 – контрольний грабово-дубовий ліс, 2 – парки і сквери, 3 – газони, 4 – виноградник. *Життєві форми*: вп – верхньопідстилова, нп – нижньопідстилова, пг – підстилково-грунтова, вг – верхньогрунтова, гг – глибокогрунтова, к – кортицикольна, а – атмобіонтна, с – синекорморфна. ←→ – урбанізовані біотопи.

гігропреферендуму. Лише на газонах зі спектру випадає комплекс ксеро-мезофільних колембол. Незважаючи на присутність у досліджених урботопах різних за відношенням до вологості комплексів ногохвісток, частка їх чисельності в конкретних едафотопах є різною. Лише у паркових біотопах структура екологічного спектру колембол є найбільше подібною до такого спектру контрольної діброви.

На газонах відмічено зменшення частки чисельності представників гігро- і гігро-мезофільного комплексів і збільшення – групи ксерорезистентних, порівняно з контролем. В едафотопі виноградника навпаки, виявлено різке збільшення часток чисельності видів з гігро- та гіро-мезофільного комплексів

за рахунок зменшення – еврибіонтних. Це, ймовірно, пов'язано з поливанням водою виноградної лози в період літньої засухи. Про переважання еврибіонтних та ксерорезистентних видів ногохвісток в міських біотопах Варшави і Львова відмічено в літературі [166, 221].

Таблиця 6.2

Вплив урбанізації на відносне видове багатство (в % від загального числа видів у таксоцені) різних життєвих форм і біотопних груп колембол

Життєві форми	Біотопи			
	1	2	3	4
вп	30,8	30,6	61,8	38,8
нп	11,7	8,2	4,8	5,6
пг	15,4	16,3	-	5,6
вг	11,5	16,3	4,8	22,2
гг	19,2	20,4	23,8	22,2
к	3,8	2,1	-	-
а	7,6	4,1	4,8	-
с	-	2	-	5,6
Біотопні групи	1	2	3	4
е	26,9	22,5	38,1	29,4
лл	19,2	24,5	-	17,6
лс	34,6	22,5	14,2	29,4
лч	7,8	12,2	9,5	11,8
лчс	11,5	16,3	33,4	11,8
лчб	-	2	-	-
нв	-	-	4,8	-

Примітка. Номери біотопів і назви життєвих форм як на рис. 6.2, назви біотопних груп як на рис. 6.3.

Встановлено, що співвідношення чисельності біотопних груп колембол в досліджених варіантах урбосередовища також має власну специфіку, незважаючи на абсолютне переважання еврибіонтних видів у кожному з них (рис. 6,3). В парках і скверах за показником відносної чисельності, після еврибіонтних видів, переважають лісові та лучні. Варто підкреслити, що в цих урботопах, порівняно з контрольним лісом, зменшується у два рази частка лісових та лісо-лучних колембол і зростає частка – еврибіонтних.

Найбільший вплив урбанізації на екологічну структуру таксоценів колембол відмічено в едафотобах газонів і виноградника (рис. 6,3). В едафотобах газонів, порівняно з контролем, зафіксовано максимальне збільшення представленості груп евритопних (понад 82 % від загальної чисельності) і лучностепових (>11 %) видів. Натомість, частка лісових і лісо-

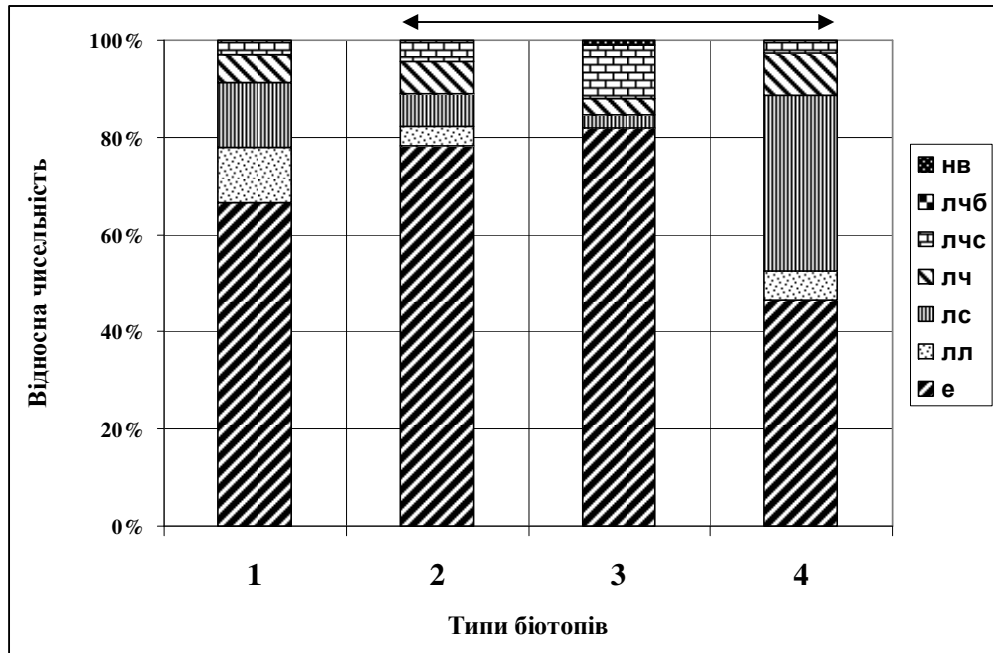


Рис. 6.3. Вплив урбанізації на спектри біотопних груп колембол. *Біотопи*: 1 – контрольний грабово-дубовий ліс, 2 – парки і сквери, 3 – газони, 4 – виноградник. *Біотопні групи*: е – евритопна, лл – лучно-лісова, лс – лісова, лч – лучна, лчс – лучно-стєпова, лчб – лучно-болотна, нв – навколоводна. ←→ – урбанізовані біотопи.

лучних колембол зменшується до мінімальних значень (2,6 і 0 відповідно). В ґрунті під виноградником, навпаки, відмічено максимальне зменшення відносної чисельності групи евритопних видів (> 46 %) за рахунок збільшення – лісових (> 36 %), порівняно з контролем.

За критерієм спеціалізованості угруповань Н.О. Кузнецової [73] таксоцени колембол, що сформовані в урботобах парків, скверів і газонів можна віднести до евритопного типу, оскільки частка спеціалізованих груп ногохвісток там є малою. Лише таксоцен колембол в урботопі виноградника можна

характеризувати як спеціалізований, де сумарна частка чисельності видів спеціалістів (лісових + лісо-лучних) становить понад 42 %.

Аналіз подібності таксоценів колембол досліджених урботопів методом кластерного аналізу (у матриці для розрахунків враховували і видовий склад і відносну чисельність видів) показав, що вони не утворюють груп за критерієм типу середовища (парки, газони та ін.) і об'єднуються в аморфні кластери з змішаним складом біотопів (рис. 6.4). Таке групування досліджених таксоценів колембол, найімовірніше, пов'язано зі стохастичними причинами (різні можливості занесення видів у конкретний біотоп, походження і гетерогенність ґрунтових субстратів, регулярність антропогенного втручання в урботоп та ін.).



Рис. 6.4. Групування досліджених таксоценів ногохвісток методом кластерного аналізу. Назви біотопів I - VII як у табл. 6.1.

Таким чином, населення колембол досліджених урботопів в цілому характеризується високим видовим багатством (не менше 64 видів), значною варіабельністю показників щільності (1,8-12,7 тис. ос./m²), вирівняності (E і J =0,42-0,86) й індексів загального різноманіття (H =1,2-2,4; D =0,14-0,47; F_{α} =2,8-10,7), а також широким колом потенційних домінантів (близько третини усіх виявлених видів). В дигресивному ряді урбанізованих біотопів спостерігається зменшення загальної чисельності та різноманіття населення

колембол, зростання рівня домінування окремих видів, різкі зміни складу домінантів, а також поява таксонів, що не характерні для природних біотопів. Під впливом урбанізації зафіксовано різноспрямовані й часто не прогнозовані перебудови біоморфологічної та екологічної структури населення ногохвісток.

Урбанізація у найсильніших її проявах призводить до випадання з таксоценів окремих життєвих форм або екологічних груп колембол, зменшення відносної чисельності представників підстилково-грунтової, верхньогрунтової та кортицикольної біоморф і, відповідно, збільшення – верхньопідстилкової і глибокогрунтової. У спектрі екологічних груп такий вплив спричиняє збільшення частки чисельності ксерорезистентних колембол і зменшення – гігрофільних. У співвідношенні біотопних груп ногохвісток спостерігається збільшення представленості евритопних і лучно-степових форм за рахунок зменшення – лісових і лісо-лучних. Саме тому в урбогрунтах можуть формуватися різні типи таксоценів колембол – евритопні або спеціалізовані.

6.2 Вплив гідромеліорації

Для природних екосистем, що сформовані в басейнах річок дослідженого регіону характерними є мінливість стоку, різкі регулярні коливання рівня води та періодичні повені. Найбільші трансформації заплавної угруповань у сучасний період пов'язані зі змінами гідрологічного режиму в результаті будівництва меліоративних каналів і дамб та зарегулювання русел річок, що призводить до зниження рівня ґрунтових вод та припинення природного затоплення [64]. Незважаючи на інтенсивне зарегулювання річок на Закарпатті, заплавні екосистеми зберегли багато первісних ознак своєї організації.

Однак, на сьогодні до кінця не зрозуміло, як ці процеси осушення у заплавах рік впливають на педобіонтів, які своєю діяльністю підтримують основні властивості ґрунтів. В літературі можна знайти інформацію лише про зміни населення колембол у заплавної лісах р. Латориці [149-152], та Верхнього Дністра [67], що спричинені будівництвом дамб. Встановлено, що такі зміни гідрологічного режиму в ґрунті призводять до збільшення видового багатства й чисельності таксоценів колембол і викликають перебудови в структурі домінування, спектрах життєвих форм і біотопних груп цих педобіонтів. Щодо інших типів заплавної екосистем такі дані відсутні.

Тому актуальними завданнями залишаються: 1) оцінка напрямків структурних змін таксоцену ґрунтових тварин під дією гідромеліорації в лучних біотопах та 2) визначення допустимих меж такого впливу для збереження природного різноманіття заплавно-лучних комплексів цих організмів. Для вирішення поставлених завдань було досліджено населення колембол на двох ділянках лучних біотопів у заплаві р. Латориці біля м. Чопа. Одна з них перебуває в режимі періодичного затоплення, тоді як інша не затоплюється, бо відмежована від річки дамбою.

В результаті проведених досліджень в заплавної лучних біотопах р. Латориці сумарно виявлено 46 видів колембол (табл. 6.3). Причому, на меліорованій луці (відгородженій від річки дамбою) загальне видове багатство

Видовий склад і відносна чисельність колембол (у % від загальної щільності таксоцену) в лучних біотопах заплави ріки Латориці

Рід і вид	I		II	
	2008 р.	2009 р.	2008 р.	2009 р.
1	2	3	4	5
<i>Hypogastrura sp.</i>	-	-	1,3	-
<i>Schoettella ununguiculata</i>	-	-	-	0,2
<i>Brachystomella parvula</i>	-	-	2,6	17,6
<i>Pseudachorutes pratensis</i>	-	0,2	-	0,4
<i>Friesea truncata</i>	-	4,7	-	0,4
<i>Friesea afurcata</i>	-	0,2	0,4	-
<i>Pratanurida cassagnai</i>	0,9	-	-	-
<i>Anurida tullbergi</i>	-	0,4	-	-
<i>Protaphorura cancellata</i>	-	0,2	-	-
<i>Protaphorura sakatoi</i>	1,7	-	18,1	-
<i>Protaphorura subarmata</i>	-	-	-	0,2
<i>Doutnacia xerophila</i>	3,5	-	1,8	-
<i>Mesaphorura hylophila</i>	1,7	-	1,9	-
<i>Mesaphorura critica</i>	-	-	-	0,8
<i>Mesaphorura florum</i>	2,6	6,5	9,2	0,4
<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	7,0	-	1	0,8
<i>Tetracantella pericarpatica</i>	1,7	-	-	-
<i>Folsomia candida</i>	-	-	-	5,1
<i>Folsomia quadrioculata</i>	26,1	-	-	-
<i>Parisotoma notabilis</i>	13	-	24,1	12,2
<i>Isotomiella minor</i>	9,6	-	1,3	0,2
<i>Isotoma anglicana</i>	7,8	-	-	14,5
<i>Hemisotoma orientalis</i>	-	-	-	0,2
<i>Hemisotoma thermophila</i>	-	0,2	2,6	-
<i>Proisotoma minuta</i>	0,9	13,9	0,6	-
<i>Isotomodes productus</i>	-	-	-	0,6
<i>Isotomurus palustris</i>	-	2,9	-	-
<i>Pogonognathellus flavescens</i>	-	-	-	0,2
<i>Orchesella cincta</i>	-	-	-	2,3
<i>Orchesella multifasciata</i>	-	-	1,9	-
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i>	-	-	5,8	9,5
<i>Lepidocyrtus ruber</i>	1,7	-	-	-
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	-	-	-	2,1
<i>Lepidocyrtus paradoxus</i>	-	-	-	1,5
<i>Pseudosinella alba</i>	0,9	-	-	0,4
<i>Megalothorax minimus</i>	6,1	-	1,3	-
<i>Sphaeridia pumilis</i>	1,7	63,6	17,4	22,9
<i>Sminthurides parvulus</i>	0,9	-	1,3	-
<i>Sminthurides schoetti</i>	7,0	-	4,5	-
<i>Sminthurinus aureus</i>	-	2,7	-	0,6
<i>Sminthurinus elegans</i>	-	2,5	-	6,5
<i>Ptenotrix setosa</i>	-	0,2	-	-

Продовж. табл. 6.3

<i>Capraínea marginata</i>	5,2	-	-	-
<i>Sminthurus multipunctatus</i>	-	-	2,6	-
<i>Bourletiella arvalis</i>	-	0,7	0,3	-
<i>Deutherosminthurus pallipes</i>	-	1	-	0,4
Всього видів	31		37	
Щільність, тис. ос./м²	4,8		5,7	

Примітка. I – лучний біотоп в режимі затоплення, II – лучний біотоп, що не затоплюється. Значення відносної чисельності домінантних видів колембол виділено сірим кольором.

цих безхребетних за два періоди збору матеріалу в 2008 і 2009 роках є більшим, ніж на затоплюваній. Встановлено, що під впливом гідромеліорації зростає ємність середовища для ногохвісток на рівні точкового α -різноманіття (з 5,9 видів у біотопі I до 7,6 у біотопі II). Однак, контрастність внутрішньоценотичних умов для цих безхребетних (β -різноманіття) в обох лучних біотопах залишається подібною (I – 4,1; II – 3,9). Зафіксовано, що зростання ємності середовища на рівні точкового α -різноманіття позитивно скорельовано з показником загальної щільності населення (табл. 6.3).

В таксономічній структурі досліджених таксоценів колембол присутні представники майже усіх основних родин. Однак, частка останніх є різною. Осушувальна меліорація лучної ділянки II призводить до збільшення відносного видового багатства родин Entomobryidae (в 3,5 разів) і Нурогаструридає (в 2 рази) та зменшення Нейануридає (в 1,7 рази), порівняно з ділянкою I, що періодично затоплюється. Аналогічні зміни відмічено і за показником відносної чисельності даних родин. Варто підкреслити, що частка чисельності представників родини Entomobryidae зростає на меліорованій луці в 9 разів, порівняно з не меліорованою.

Серед колембол можна виділити дві групи видів, що є екоіндикаторами едафічних умов, сформованих на ділянках затоплюваної і меліорованої лук (табл. 6.3). До першої групи можна віднести 9 видів, серед яких частина є гігрофілами (*A. tullbergi*, *I. palustris*, *L. ruber*, *C. marginata*). До другої відноситься 15 видів, серед яких більшість ксерорезистентні форми (*H.*

orientalis, *I. productus*, *M. critica*, *S. ununguiculata*, *I. anglicana*, *O. multifasciata*, *L. paradoxus*, *S. multipunctatus*). Тобто, в результаті осушувальної меліорації колемболофауна за своїм складом стає суховитривалішою, позбуваючись таксонів, які залежні від високої вологості середовища.

У заплавних лучних біотопах дослідженого регіону за весь період досліджень домінувало 18 видів колембол з часткою чисельності в конкретному біотопі 85-89 % (табл. 6.3). В біотопі I їх було всього 13, а біотопі II – 10. Серед них лише 5 видів могли домінувати одночасно в обох лучних біотопах. Решта 13 видів були специфічними домінантами на окремих ділянках лук. Цікаво відмітити, що еудомінування було відмічено лише для виду *S. pumilis* в лучному біотопі, що зазнає затоплення у 2009 році.

Під впливом гідромеліорації помітно змінюється не тільки склад, але й відносна чисельність деяких масових видів колембол. З одного боку появляються домінанти, що витривалі до сухості середовища (*B. parvula*, *L. cyaneus*, *S. elegans*), з іншого - значно збільшується рівень домінування таких ксерорезистентних видів, як *P. sakatoi* та *I. anglicana*. Натомість, за вказаним вектором зменшується відносна чисельність домінантного гігрофіла *S. schoetti*, та зникає зі складу таксоцену меліорованої луки інший вологолюбивий вид *C. marginata*, який домінує на ділянці заплавної луки. Таким чином, гідромеліорація лучного біотопу впливає на структуру домінування шляхом збільшення частки видів стійких до засушливих умов середовища.

Подібну тенденцію відмічено в літературі [85; 149-152] на основі вивчення змін населення колембол під впливом лісової гідромеліорації. Зокрема, в меліорованих варіантах лісів, порівняно з заплавними, зафіксовано розширення кола мезофільних і ксерорезистентних домінантів і звуження – гігрофільних. Тобто констатовано, що відбувається «ксерофілізація» населення ногохвісток за рахунок активного розмноження видів, які преферують сухіші біотопи.

Відмічені зміни видового багатства і структури домінування колембол при переході з біотопу I до II відображаються у значеннях непараметричних індексів різноманіття (табл. 6.4). В інтегральному вигляді ці зміни добре

Вплив гідромеліорації на параметри різноманіття та співвідношення життєвих форм і біотопних груп (в % від загального числа видів) заплавно-лучних таксоценів колембол

Індекси різноманіття	Біотопи	
	I	II
D	0,15	0,1
d	0,33	0,2
H	2,52	2,64
E	0,85	0,89
J	0,73	0,73
I_{Bg}	0,4	0,38
D_{Mn}	3,1	3,7
D_{Mg}	6,52	7,82
F_{α}	15,4	21,2
Життєві форми	I	II
вп	38,7	35,1
нп	6,5	8,1
пг	6,5	2,7
вг	9,7	10,8
гг	16,1	18,9
к	3,2	2,7
а	9,7	16,2
н	9,7	5,4
Біотопні групи	I	II
е	22,6	21,6
лл	12,9	16,2
лс	12,9	8,1
лч	9,7	13,5
лчс	22,6	32,4
с	3,2	2,7
лчб	9,7	5,4
нв	6,5	-

Примітка. Показники: D – індекс Сімпсона, d – індекс Бергера-Паркера, H – індекс Шеннона, E – індекс вирівняності Сімпсона, J – індекс вирівняності Шеннона, I_{Bg} – індекс вирівняності Базеса-Гібсона, D_{Mn} – індекс Менхініка, D_{Mg} – індекс Маргалєфа, F_{α} – Фішер-альфа-індекс. *Життєві форми*: вп – верхньопідстильова, нп – нижньопідстильова, пг – підстильово-грунтова, вг – верхньогрунтова, гг – глибокогрунтова, к – кортицикольна, а – атмобіонтна, н – нейстонна. *Біотопні групи*: е – евритопна, лл – лучно-лісова, лс – лісова, лч – лучна, лчс – лучно-стєпова, лчб – лучно-болотна, нв – навколєводна. Нємери бієтєпів як у табл. 6.3.

ілюструє Q-статистика на рис. 6.5. Тобто, нами встановлено, що гідромеліоративні заходи у заплаві р. Латориці призвели до збільшення загального різноманіття таксоцену колембол. Це пов'язано не тільки з збільшенням видового багатства, але й більшою вирівняністю населення ногохвісток у біотопі II.

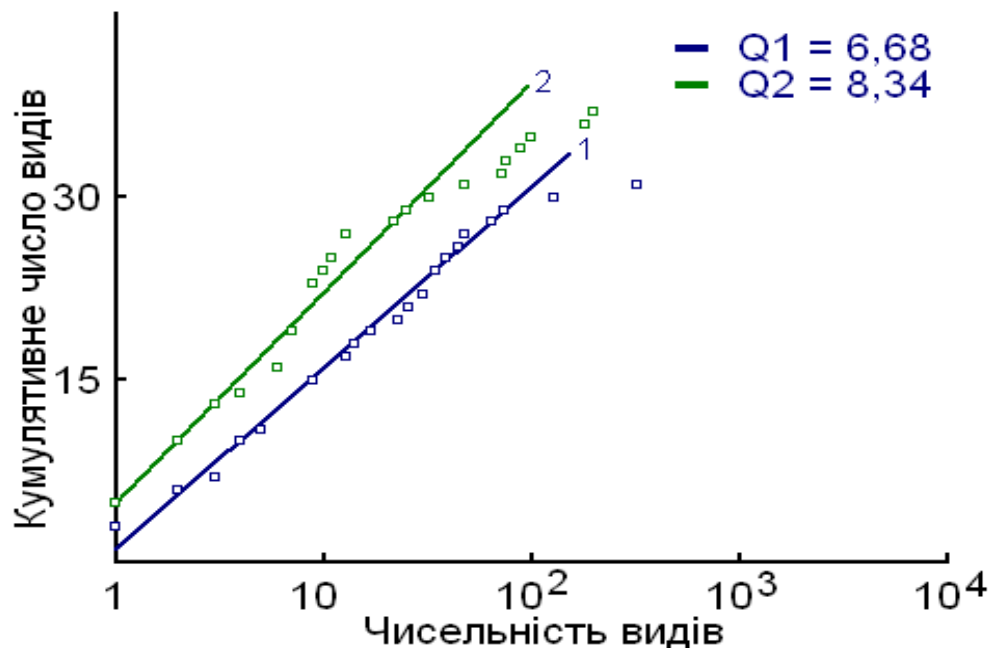


Рис. 6.5. Специфіка різноманіття колембол в заплавно-лучних біотопах формалізована методом Q-статистики. По осі абсцис відкладено відносну чисельність видів у логарифмічному масштабі (\log_{10}). *Біотопи*: 1 – лучний біотоп в режимі затоплення, 2 – лучний біотоп, що не затоплюється.

Під впливом гідромеліорації заплавної луки відбуваються структурні зміни у спектрах життєвих форм ногохвісток. В результаті таких антропогенних змін встановлено помітне збільшення відносного видового багатства атмобіонтних видів за рахунок зменшення – нейстонних і підстилково-грунтових (табл. 6.4). Крім цього, відмічено незначне збільшення частки глибокогрунтових і нижньопідстилкових форм колембол і зменшення – верхньопідстилкових. Подібні зміни під впливом гідромеліорації зафіксовано і за показником відносної чисельності окремих біоморф (рис. 6.6). Однак, вони виражені значно краще ніж за індексом відносного видового багатства.

Найбільш чутливою до гідромеліорації виявилась екологічна структура населення колембол. Осушувальні заходи в районі досліджень призвели до різкого зменшення представленості гігрофільного та гігро-мезофільного комплексів ногохвісток (сумарно від 23,6 % відносної чисельності в біотопі 1

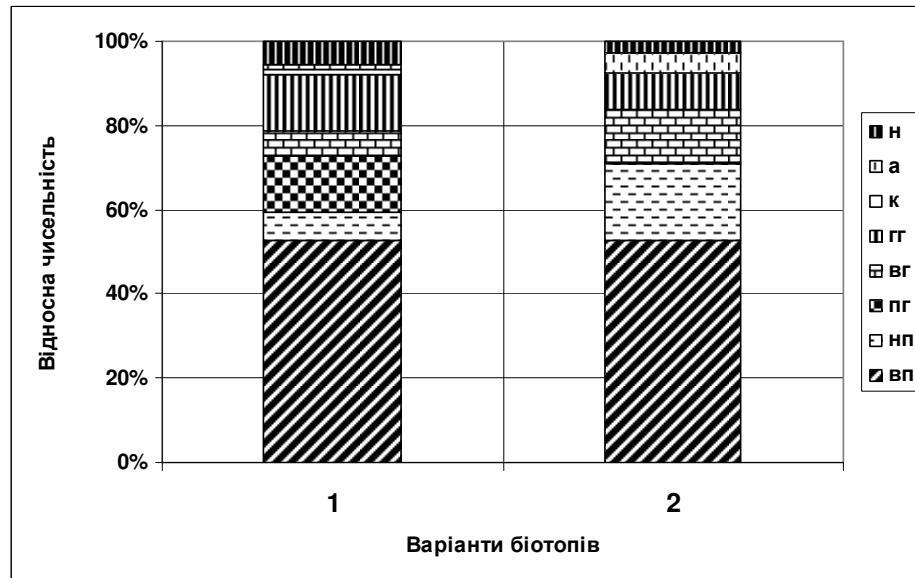


Рис. 6.6. Вплив гідромеліорації в заплаві р. Латориця на спектри життєвих форм колембол. Номери біотопів як на рис. 6.5. Позначення життєвих форм як у табл. 6.4.

до 5,7 % в біотопі 2) за рахунок збільшення – ксерорезистентного і ксеро-мезофільного (від 17,5 % до 32,1 %). Якщо до останньої групи додати ще мезофільний комплекс тоді частка його зростає до 45,8 %. Тобто, відбувається ксеро- і мезофілізація фауни колембол і зникнення з її складу специфічних для заплавно-лучних біотопів гігрофільних видів.

Аналогічні трансформації відмічено в спектрах біотопних груп цих педобіотнів (табл. 6.4, рис. 6.7). Незважаючи на переважання в обох біотопах евритопних форм колембол, співвідношення так званих диференціюючих таксонів (лісових, лучних, болотних і ін.) є різним. Гідромеліорація впливає на різке збільшення часток лучних і лучно-степових видів у складі біотопного таксоцену та відповідне зменшення – навколоводних і лучно-болотних.

У результаті таких антропогенних змін у заплаві р. Латориці змінюється тип таксоцену колембол з евритопного в біотопі 1 до спеціалізованого в біотопі

2. На ділянці заплавної луки понад 62 % чисельності ногохвісток належить до евритопних видів ногохвісток і частка видів спеціалістів не досягає 40 %. Натомість на ділянці осушеної луки види спеціалісти відкритого ландшафту

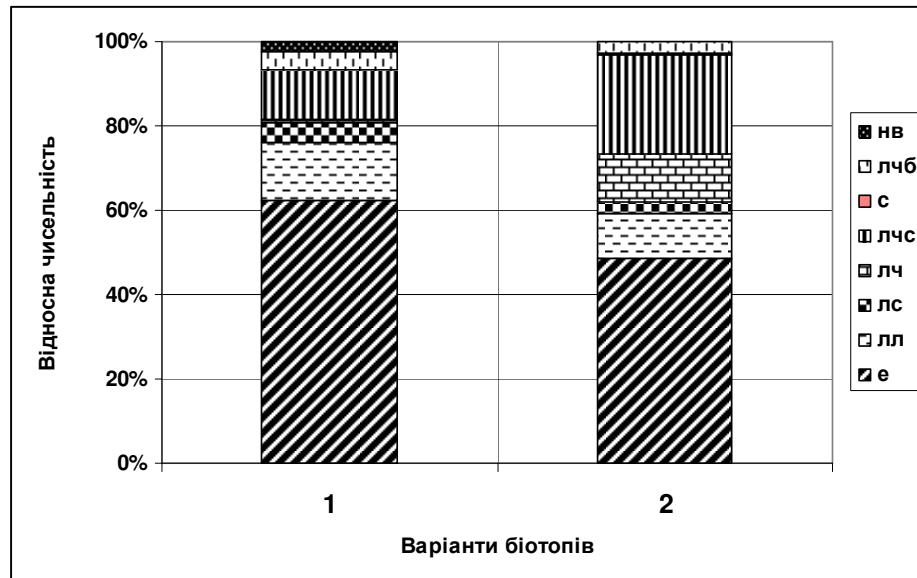


Рис. 6.7. Вплив гідромеліорації в заплаві р. Латориця на спектри біотопних груп колембол. Номери біотопів як на рис. 6.5. Позначення біотопних груп як у табл. 6.4.

(лучні + лучно-степові + лісо-лучні) складають 45,6 % сумарної чисельності. Тобто такі порушення екологічної структури населення колембол під впливом гідромеліорації, які призводять до зміни типу таксоцену, можна віднести до деструктивних. За певних умов вони можуть мати незворотний характер [73].

Таким чином, гідромеліоративні заходи в заплаві р. Латориці є потужним фактором деструктивних змін населення колембол, який може руйнувати структурно-функціональну цілісність усієї ґрунтової біоти та зменшувати її ґрунтотворчу активність. Найбільші зміни тасоценів колембол відбуваються на структурному рівні. В спектрах життєвих форм встановлено помітне збільшення відносного видового багатства атмобіонтних видів за рахунок зменшення – нейстонних і підстилково-ґрунтових. У спектрах гігропреферендуму за визначеним екологічним вектором зафіксовано зменшення представленості гігрофільного та гігро-мезофільного комплексів

ногохвісток за рахунок збільшення – ксерорезистентного і ксеро-мезофільного. Гідромеліорація заплавних лук впливає на різке збільшення часток чисельності лучних і лучно-степових видів у складі меліорованого таксоцену колембол та відповідне зменшення – навколоводних і лучно-болотних. В структурі домінування у ряду біотопів 1-2 встановлено розширення кола мезофільних і ксерорезистентних домінантів і звуження – гігрофільних. Усі ці антропогенні трансформації населення колембол призводять до заміни евритопного типу дослідженого таксоцену на спеціалізований лучний.

6.3 Інтродукція і синантропізація видів

Інвазії різних організмів, спричинені інтенсифікацією промисловості, сільського господарства та економічних відносин, стали причиною зміни границь біогеографічних областей і породили нову форму біорізноманіття – ксенорізноманіття, яке утворене чужорідними (адвентивними) видами [206]. Інвазії адвентивних видів визнані одним із ключових факторів трансформації природних екосистем і є платою людини за створення нею високопродуктивних агроценозів, підвищення ефективності гідробудівництва, торгівлі сільгосппродуктами й екзотичними організмами, а також за розвиток туризму, аквакультури та інших способів господарювання [12]. Однак, причини, механізми й наслідки біологічних інвазій залишаються на сьогодні не достатньо вивченими. Особливо мало такої інформації нагромаджено по відношенню до ґрунтових тварин, які можуть легко переноситися з одного місця в інше разом з ґрунтовими субстратами та рослинами, харчовими продуктами, а також на різних видах транспорту.

Відомо, що фактичний ареал видів ґрунтових безхребетних є значно меншим, ніж потенційний [12, 53]. Така відмінність між реальними і потенційними можливостями видів до розселення обумовлена наявністю географічних перешкод і критичних зон, у подоланні яких антропогенні фактори й історичний час відіграють основну роль. Саме активна діяльність людини в нинішній період розвитку цивілізації полегшує різним організмам долати природні бар'єри та дозволяє швидко інтегруватися у нові екосистеми. Ці процеси прийнято називати **інтродукцією**, тобто механічне переміщення людиною або домашніми тваринами особин певного виду за межі історичного ареалу через природні бар'єри, можливість подолати які даний видом у звичайний спосіб не може [12]. Інтродукцію розглядають як окремий випадок або початковий етап інвазії. Дуже часто результатом взаємодії аборигенних видів і видів-вселенців є зниження таксономічного різноманіття шляхом прямого знищення або пригнічення місцевих видів [192, 82].

Інтродукція видів може відбуватися свідомо й несвідомо. До свідомої інтродукції відносять: 1) практику переміщення організмів з метою заповнити «пустуючі» екологічні ніші для підвищення продуктивності екосистем; 2) штучне розведення цінних для людини видів, 3) практика біологічного контролю за видами та ін. [12]. Ці способи інтродукції нехарактерні для більшості груп ґрунтових тварин, за винятком кільчастих червів і окремих таксонів комах, яких розводять з утилітарною практичною метою. Колебол можуть розводити виключно для наукових і освітніх цілей, зокрема, для дослідження вікової та статевої мінливості ознак окремих видів, демонстрації сексуальних, внутрішньопопуляційних і міжвидових стосунків та ін.

До несвідомої інтродукції відносять більшість випадків перенесення організмів, що відбуваються випадково, без конкретної мети їх просторового переміщення. Цей спосіб інтродукції ґрунтових тварин може бути розділеним на дві групи явищ: 1) перенесення виду разом із об'єктами свідомого вселення (наприклад, конкретними видами саджанців дерев у лісовому господарстві); 2) вселення на «небіологічному» або біологічному носії [12]. Небіологічними носіями можуть виступати водні судна з баластним ґрунтовим субстратом чи водою на борту, які несуть ґрунтових безхребетних або їх яйця, залізничний транспорт, а також літаки. Саме такі випадки інтродукції організмів потрапляють у категорію карантинних об'єктів.

Очевидно, що саме таким шляхом на австралійський континент могли потрапити деякі європейські чи палеарктичні види колебол у минулому [184, 185]. Таких інтродуцентів найлегше знайти у ботанічних садах і оранжереях із тропічними рослинами. Зокрема, в літературі описані факти інтродукції аборигенного виду південно-китайської фауни *Paranurophorus simplex*, який відомий у Європі лише з ботанічних садів і горщиків з домашніми рослинами [61, 215].

На біологічних і «небіологічних» носіях часто інтродукують види колебол, що випадково супроводжують об'єкти, які переміщуються. Для прикладу можна навести випадки перенесення трьох поверхневих видів

колембол *Heteromurus nitidus*, *Hypogastrura purpureascens* та *Entomobrya marginata* у печеру «Оптимістична» на Поділлі спелеологами разом із продуктами харчування [44].

Формування у нових оселищах стійких популяцій колембол, які здатні до самовідновлення без регулярного занесення додаткових особин можна розглядати як успішну інвазію. Найчастіше такий наслідок розселення виду називають «натуралізацією» [63, 177].

Важливою проблемою у вивченні біологічних інвазій є визначення територіального статусу дослідженого виду. Тобто, встановлення факту аборигенності чи чужорідності виду. Ці дослідження є досить складними з огляду на недосконалість систематики певних груп організмів та відсутність чітких критеріїв такої хорологічної оцінки. Характерними ознаками аборигенного виду деякі вчені вважають стійкість репродуктивної активності, визначеність і незмінність ареалу, стійкість ценотичних і екологічних преференцій, а також внутрішньовидової мінливості ознак [107].

Адвентивним видам, навпаки, властива висока варіабельність цих характеристик. За літературними даними вид можна віднести до адвентивних, якщо він: 1) приурочений до вторинних (антропогенно змінених, інтразональних) оселищ, 2) не був раніше виявлений на даній території, а також не встановлений палеонтологічними дослідженнями, 3) має дуже низьке трапляння на дослідженій території, 4) не демонструє повний життєвий цикл розвитку, 5) не має споріднених видів на даній території, 6) має острівне місцезнаходження від основного ареалу на даній території, 7) його присутність на даній території пов'язана з діяльністю людини [12]. Дуже часто походження виду встановити неможливо. Такі таксони називають криптогенетичними [178]. Незважаючи на різні підходи до оцінки інвазійних видів, основними критеріями можна вважати приклади активної інтеграції в природні та напівприродні екосистеми [12].

Таким чином, можна говорити про три основні ознаки появи інтродукованого виду в раніше не заселених ним оселищах: 1) розширення

ареалу дослідженого таксону, 2) освоєння такими видами нових біотопів і, насамперед, антропогенного походження, 3) зміна структури й функціонування аборигенних екосистем у зв'язку із зміною домінантів та едифікаторів угруповання.

Процеси інтродукції та синантропізації ґрунтових тварин, у тому числі й колембол, тісно пов'язані між собою. Інвазія видів ногохвісток у природні біотопи найчастіше відбувається через урбанізоване середовище. Сюди адвентивні форми найперше потрапляють завдяки людині й вже тоді можуть розселятися у прилеглі природні біотопи.

З спеціальної літератури [61] відомо ряд видів колембол, життя яких прямо чи опосередковано пов'язане з діяльністю людини. Такі види прийнято називати **синантропами**. Вони живуть поряд з людиною у містах і селах, а також різноманітних будівлях. Невелика частина цих видів, у зв'язку з тропічним походженням, населяє різні будівлі. Ці види трапляються у квіткових горщиках, підвалах і оранжереях. Вони, як правило, не проникають у відкриті біотопи за межі штучного середовища, створеного людиною. Інша частина може жити як у людських приміщеннях і урбанізованих біотопах, так і в природних екосистемах. Дуже часто вони досягають високої чисельності в антропогенізованому середовищі та входять до складу домінантів урбаногенних угруповань. Враховуючи різні екологічні можливості колембол, що живуть поряд з людиною, пропонуємо першу групу видів називати облігатними синантропами, а другу – факультативними синантропами (табл. 6.5).

На сьогодні, проблеми інтродукції та синантропізації видів колембол досліджені ще не достатньо. Тому, нами проведено детальний аналіз цих явищ на прикладі регіональної фауни колембол Закарпаття. В результаті дослідження різних урботопів у межах міст Ужгород і Виноградів виявлено всього 12 синантропних видів колембол (табл. 6.5), що складає 12,1 % міської фауни Закарпаття. Серед них лише три види *H. nitidus*, *D. trispinata* і *A. caecus* траплялися одночасно і в урбанізованих і в природних біотопах регіону (додаток В). Решта дев'ять видів не виявлені за межами досліджених міст

Список синантропних видів колембол Закарпатської рівнини та їх характеристики.

Вид	Життєва форма	Оселище	Походження або регіон-донор	Ймовірні причини інтродукції	Літературне джерело
<i>Облігатні синантропи</i>					
<i>Paranurophorus simplex</i> Denis, 1929	вг	1	Південний Китай	I	Rotarow, 2001 Каталог ..., 2006
<i>Acherontiella cassagnai</i> Thibaud, 1967	вг	9	Південна Європа	II	Каталог ..., 2006
<i>Факультативні синантропи</i>					
<i>Xenylla welchi</i> Folsom, 1916	нп	1	тропіки Євразії	I	Каталог ..., 2006
<i>Thalasaphorura encarpata</i> (Denis, 1931)	вг	1, 8	субтропіки Євразії	II	Каталог ..., 2006
<i>Deuteraphorura silvaria</i> (Gisin, 1952)	вг	3	Південна Європа	II	Каталог ..., 2006
<i>Agraphorura cf. naglitshi</i> (Gisin, 1960)	гг	8	?	II	Каталог ..., 2006
<i>Folsomia candida</i> Willem, 1902	вг	2, 6	?	?	Каталог ..., 2006
<i>Folsomia similis</i> Bagnall, 1939	вг	1, 4	?Південна Палеарктика	II	Каталог ..., 2006
<i>Desoria trispinata</i> (Mac Gillivray, 1896)	вп	10	тропіки Євразії	?	Rotarow, 2001 Каталог ..., 2006
<i>Sinella coeca</i> (Schott, 1896)	пг	1, 5	Південна Європа	I	Каталог ..., 2006
<i>Heteromurus nitidus</i> (Templeton, 1935)	пг	6, 7	?	?	Каталог ..., 2006
<i>Arrhopalites caecus</i> (Tullberg, 1861)	пг	1, 5	?	I	Каталог ..., 2006

Умовні позначення. *Оселища*: 1 - оранжерея ботсаду м. Ужгорода, 2 – виноградник м. Ужгорода, 3 – квітник м. Ужгорода, 4 – газон м. Ужгорода, 5 - горщики з рослинами в м. Ужгороді, 6 - парки м. Ужгорода, 7 - сад м. Виноградів, 8 – парк м. Виноградів, 9 – підвал м. Виноградів, 10 – на березі р. Уж в м. Ужгороді. *Ймовірні причини інтродукції*: I - вирощування екзотичних рослин, II – сільське господарство. *Життєва форма*: вп – верхньопідстилковий, нп – нижньопідстилковий, пг – підстилково-грунтовий, вг – верхньогрунтовий, гг – глибокогрунтовий.

Закарпаття.

Очевидно, що проникнення більшості інтродукованих видів колембол у природне середовище та їхня натуралізація відбуваються досить повільно і важко. Не виключено, що більшість видів з тропічним походженням взагалі не здатні виживати у суворіших умовах помірною поясу. Причинами цього можуть бути не тільки абіотичні фактори, але й конкурентні відносини чи їх трофічні зв'язки з грибами та мікроорганізмами. Відомо, що для колембол конкуренція є значиміша ніж абіотичні фактори [73]. Практично усі види колембол використовують в їжу грибний міцелій, бактерії і спори [193]. Крім того, важливе значення мають антропогенні елементи ландшафту (поля, сади, кар'єри, викошувані луки та ін.), де послаблені конкурентні відносини між видами. Інтродуцентам легше знайти там відповідні екологічні ніші та пройти в них первинну адаптацію до нових умов.

У нинішніх умовах розвитку цивілізації важливого значення набуває моніторинг за адвентивними видами ґрунтової фауни. Одні з них є карантинними видами, другі мають важливе значення у підтриманні родючості та необхідної санітарної якості ґрунтів, треті здатні впливати на інші форми життя. Нагромадження інформації про адвентивні види ґрунтових безхребетних у різних регіонах - це перший крок на шляху до контролю за ними в майбутньому.

РОЗДІЛ 7

ІНДИКАТОРНЕ ТА ПРИРОДООХОРОННЕ ЗНАЧЕННЯ КОЛЕМБОЛ

У міжнародній системі екологічного моніторингу, що створена на основі рекомендацій Першої Міжнародної конференції ООН у Стокгольмі в 1972 р., біорізноманіття розглядається як один з основних показників якості природного середовища [17, 34, 69]. Система біомоніторингу ґрунтового середовища розроблена на сьогодні дуже слабо. Серед спеціальних заходів суспільства направлених на охорону природного середовища та раціональне природокористування важливе значення мають біомоніторинг і біоіндикація [36].

Екологічний моніторинг – система спостереження, оцінки та прогнозування стану навколишнього середовища [36]. Основні завдання екомоніторингу - це оптимізація взаємовідносин між суспільством і природою, а також проекологічна орієнтація господарської діяльності. Особливе значення у системі екомоніторингу має *біомоніторинг*, основним методом якого є біоіндикація.

Біоіндикація це оцінка якості природного середовища та його окремих екологічних характеристик на основі стану біологічних систем [9, 21, 24, 36]. Відповідно до цього організми або угруповання організмів, параметри життєдіяльності яких так тісно корелюють із певними факторами середовища, що можуть використовуватися для їхньої оцінки, називаються *біоіндикаторами* [36].

Біоіндикація може здійснюватися на всіх рівнях організації живого. Однак, на практиці біоіндикація найчастіше базується на аналізі складу й чисельності видів-індикаторів, а також структури угруповань окремих таксономічних груп [9, 24, 133]. Зокрема, для оцінки якості ґрунтового середовища та стану екосистеми часто використовують мікроартропод, серед яких дуже чутливим та інформативним модельним об'єктом вважають колембол [23, 42, 73, 80, 166, 219].

Відомо, що реакції окремих груп ґрунтових безхребетних на дію екологічних факторів не співпадають [142, 207]. Різне реагування педобіонтів на умови середовища ускладнює інтерпретацію результатів біоіндикаційних досліджень. Серед основних причин нелінійної відповіді популяції є:

- 1) велика просторова гетерогенність розподілу педобіонтів і змінність факторів середовища на рівні «дослідженої точки» [93, 145, 207];
- 2) повнота і достовірність обліку біорізноманіття [84, 91, 144];
- 3) наявність різних екологічних механізмів відповіді популяцій на антропогенні впливи [24, 73, 207].

Саме тому, актуальними завданнями є оцінка реакцій якомога більшої кількості груп педобіонтів на фактори середовища та їх детальне вивчення на рівнях «дослідженої точки», біогеоценозу й ландшафту [93].

Біоіндикацію ґрунтового середовища найчастіше проводять з метою: 1) виявлення таксону ґрунту і його походження; 2) виявлення окремих властивостей ґрунту і ґрунтових процесів; 3) оцінки антропогенного впливу на ґрунт (рекреація, меліорація, забруднення та ін.) [21-24, 69]. Біоіндикація впливу антропогенних факторів на ґрунт – це визначення біологічно й екологічно значимих антропогенних навантажень на основі реакцій різних організмів і їх угруповань [24, 69].

Угруповання колембол є прикладом динамічної біосистеми, що представляє значний інтерес як модельний об'єкт для зооіндикації з кількох причин: 1) дані польових обліків мають велику інформативність, завдяки високому таксономічному й екологічному різноманіттю групи, 2) більшість видів стійкі до антропогенних порушень, що дозволяє їм населяти широкий спектр екологічних умов, 3) таксон чутливий до основних екологічних факторів середовища і може бути облікований кількісними методами протягом цілого року [73].

В даній роботі нами застосовано макроскопічний підхід до аналізу результатів досліджень угруповань колембол, який передбачає вибір декількох найінформативніших біологічних показників [35]. Ці інтегральні показники

прийнято називати маркерами. Такими маркерами угруповань педобіонтів можуть бути структура домінування, видове різноманіття, чисельність, екологічна структура, індекси різноманіття та ін. [73]. Особливості індикації ґрунтового середовища за допомогою колембол розглянуті нами на двох просторових рівнях досліджень: ценотичному й ландшафтному [9, 75, 93, 133], а також на двох рівнях організації життя: популяційно-видовому і біоценотичному [9].

7.1 Ценотичний рівень біоіндикації

Біоіндикація у масштабі біогеоценозу найчастіше реалізується на таких рівнях організації живого як популяційно-видовий і біоценотичний (рівень угруповання). Проводячи біоіндикацію на популяційно-видовому рівні виходять з того, що кожен вид має певні екологічні вимоги до середовища і є специфічним індикатором зміни комбінації факторів [9].

Наприклад, урбанізація і гідромеліорація є прикладами антропогенних змін, пов'язаних з стресом від землекористування. Зокрема, побудова дамби змінює, насамперед, вологість ґрунту та скорельованих з нею інших екологічних факторів, що впливають на педобіоту. Міська забудова спричиняє зміну екологічного режиму ґрунтового середовища за комплексом таких абіотичних факторів як температура, вологість, кислотність, механічний склад та ін. Отже, зменшення чисельності або зникнення виду під впливом різних антропогенних чинників вказує на зміну якості середовища за комбінацією конкретних екологічних факторів. Однак, не всі види здатні одночасно реагувати на стрес. Еврибіонтні види найчастіше підходять для неспецифічної оцінки стресора, а стенобіонтні – для індикації специфічних стресорів [9].

Відповідно до А.М. Степанова [117] види-індикатори мають відповідати певним вимогам, зокрема: (1) володіти широким ареалом, (2) бути евритопними та (3) осілими, (4) проявляти антисинантропність і (5) індикаційну пластичність, (6) бути зручними для обліку та збирання у природі, а також (7) добре вивченими в екологічному відношенні.

На практиці біоіндикації успішно використовують метод фауністичної індикації середовища, який враховує появу або відсутність конкретних видів у певних екологічних умовах або співвідношення таксонів вищого рангу (родів, родин). Найчастіше в біоіндикаційних дослідженнях використовуються стенобіонтні види, які приурочені до специфічних екологічних умов. Наприклад, в міському середовищі легко виявити низку синантропних видів,

які практично не проникають за його межі. Серед колембол такими видами є *T. encarpata*, *A. naglitshi*, *F. similis*, *S. coeca*, *A. caecus* та ін. (див. табл. 6.5).

Як було зазначено в розділах 4 і 5, екологічно пов'язаними з лучними екосистемами є лучні та лучно-степові види *S. pumilis*, *S. aureus*, *I. viridis*, *D. pallipes*, *F. marchicus*, *B. arvalis*, *L. cyaneus*, *L. curvicolis*, *L. paradoxus* та ін., з лісовими - лісові та лісо-лучні *P. subcrassus*, *P. dubius*, *S. pusilla*, *T. caroli*, *C. granulata*, *D. stachi*, *K. paradoxa*, *C. silvatica*, *P. asigillata* та ін. Найчутливішими видами колембол до вологості едафотопу в заплавах лісах і на луках регіону є гігрофільні *A. tullbergi*, *I. palustris*, *L. ruber*, *C. marginata*.

В несприятливих умовах загальне різноманіття видів у біоценозі зменшується, а чисельність еврибіонтних видів з широкою екологічною валентністю зростає. Крім того, під впливом антропогенних змін середовища одні види спеціалісти в угрупованнях замінюються іншими видами спеціалістами [52, 53, 57, 73]. Усі наведені вище екологічно спеціалізовані види за параметрами своєї щільності або присутності/відсутності в біотопі можуть бути фауністичними індикаторами різних антропогенних змін середовища в дослідженому регіоні.

У процесі проведення біоіндикаційних досліджень часто виникає питання, як уникнути потрапляння випадкових видів у списки індикаторних таксонів для певних типів середовища. На нашу думку, таку неузгодженість можна подолати при використанні індексу біотопної приуроченості Песенка F_{ij} [91], який враховує не тільки присутність чи відсутність видів, але й чисельну їх приуроченість до конкретних біотопів. Він може набувати значень у діапазоні від -1 до 1 (див. розділ 3.2). За поріг приуроченості виду до конкретного біотопу нами прийнято значення показника $F_{ij} = 3$ [4].

Цей показник був обчислений нами для всіх видів колембол, які виявлені в урбанізованих біотопах регіону (додаток Г). Відповідно до індексу Песенка, 27 видів приурочені до парків і скверів (тобто $F_{ij} \geq 3$), 9 - до газонів, 7 - до виноградника. Виявлено також 11 видів, що приурочені до двох типів урбогенних біотопів одночасно. Встановлено також, що два евритопних

таксони не демонструють чіткої екологічної прив'язаності до конкретних типів досліджених біотопів.

Біоіндикація антропогенних змін у біогеоценотичному масштабі на рівні угруповання передбачає, насамперед, виявлення структурних змін таксоценозу під впливом комплексного порушення середовища. Структура угруповань педобіонтів є специфічною в різних едафотопах і добре відображає екологічні умови ґрунтового середовища [75, 133, 148]. Біоіндикацію ґрунтів доцільно проводити лише в умовах однієї ґрунтової зони, для якої характерний певний набір зооіндикаторів.

Для опису угруповань колембол використовують такі показники як загальна чисельність і видове багатство, видове різноманіття, таксономічну, біоморфологічну та екологічну структуру, кількісну ієрархію доміантних видів та ін. [42, 52, 53, 73, 166, 207]. Відхилення цих показників від норми розглядають як ознаки порушення середовища. Нормують умови середовища за еталонною екосистемою, яка відображає характерний тип рослинності та ґрунту для даної природної зони.

Як показали наші дослідження (розділ 6) таксономічний спектр із 6 найбагатших за видовим різноманіттям родин колембол (*Isotomidae*-*Entomobryidae*-*Hypogastruridae*-*Neanuridae*-*Onychiuridae*-*Tullbergiidae*) є дуже чутливим до антропогенних змін едафотопу. Встановлено, що в досліджених градієнтах антропогенного навантаження закономірно змінюється відносна представленість цих родин у таксоценозах.

Видове різноманіття – це параметр, який найчастіше використовують на практиці біоіндикації. Він враховує два компоненти: загальне видове багатство та кількісний розподіл чисельності між усіма видами. Найчастіше для оцінки загального різноманіття певної групи організмів використовують індекси Сімпсона і Шеннона (див. розділи 4 і 6). Чесноковою С.М. [148] запропоновано методику виявлення зон із екологічними аномаліями ґрунту (розділ 3.2). В даній методиці для розрахунків використовується модифікований індекс Сімпсона. Ця методика застосована нами на прикладі модельної групи

зміни структури угруповань колембол порівняно з контролем більше ніж на 50 %.

Не менш інформативними параметрами структури угруповань колембол визнані якісний склад і кількісна ієрархія домінантних видів [73, 195, 218 та ін.]. Для оцінки їх значення у структуризації угруповань, нами проведено порівняльний аналіз двох дендрограм подібності таксоценів колембол регіону. Перша дендрограма побудована з використанням даних по чисельності усіх видів (рис. 5.3), а друга лише по чисельності домінантних видів ($\geq 3,2$ % відносної чисельності таксоцену хоча б в одному з досліджених біотопів) (рис. 7.1). У результаті такого порівняння встановлено, що група з 26 домінуючих

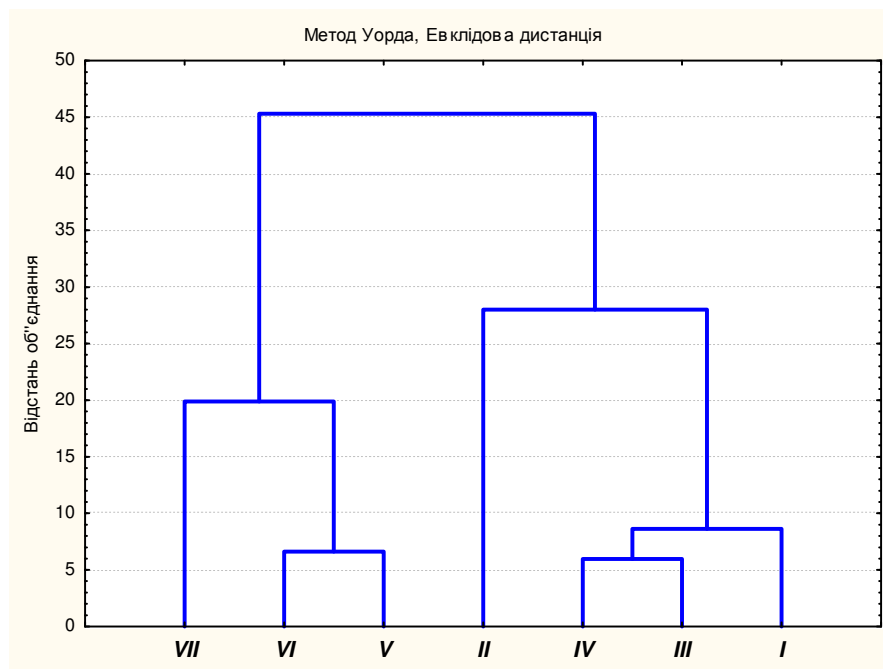


Рис. 7.1. Групування досліджених біотопів за таксоценоми колембол (для аналізу залучені лише домінантні види). Умовні позначення: *біотопи* I – заплавні дубово-в'язово-ясеневі, II – субпанонські дубово-грабові, III – панонські ксеротермні дубові, IV – ксеротермні субпанонські чагарники, V – субпанонські лучно-степові, VI – низинні лучні, VII – заплавно-лучні. біотопах одночасно. Саме вони достовірно визначають групування досліджених біотопів по кластерах (рис. 7.2).

видів колембол добре диференціює досліджені біотопи (рис. 7.1) і може бути успішно використана для різних біоіндикаційних завдань. Крім того, серед цих домінантів найбільше індикаційне значення мають 6 видів (*M. hylophila*, *M. macrochaeta*, *I. minor*, *P. notabilis*, *S. pumilis*, *S. aureus*), що присутні в усіх біотопах.

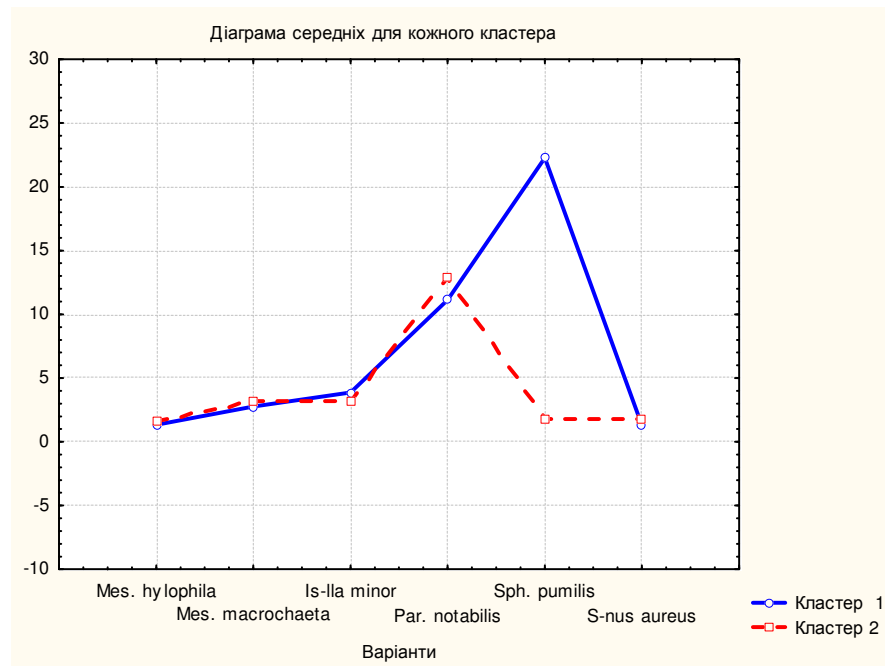


Рис. 7.2. Діаграма середніх значень для кластерів з рис. 7.1 (метод кластеризації К-середніх). Умовні позначення: *Mes. hylophila*, *Mes. macrochaeta* та ін. – домінантні види колембол.

Дуже часто при незначному порушенні середовища загальна кількість видів в угрупованні зростає (ефект Коннела [179]) за рахунок збільшення числа еврибіонтних, рудеральних і синантропних видів. Однак, подальше посилення такого впливу супроводжується підвищенням рівня домінування декількох видів на тлі випадання із угруповань рідкісних і малочисельних видів (так званих рецедентів і субрецедентів), які найбільше чутливі до різних порушень середовища. Подібна тенденція була зафіксована нами в градієнті наростання урбопресу середовища в м. Ужгороді (розділ 6).

Як було показано у розділах 5 і 6, дуже чутливими структурними параметрами угруповань колембол до зміни екологічного режиму середовища є також спектри біоморф та екогруп. Під впливом урбанізації та гідромеліорації зафіксовано заміщення одних життєвих форм та екологічних груп на інші, а також заміна спеціалізованих видів на еврибіонтних.

Однак, вибір конкретних популяцій видів або маркерів угруповань колембол для індикації стану ґрунтового середовища залежить від різних причин [73]:

- 1) типу стресора (фізичний, хімічний, біологічний),
- 2) типу індикації (рання, прогностична, попередня, супутня),
- 3) періоду дії стресора,
- 4) здатності ґрунтової системи протидіяти навантаженням.

Таким чином, на підставі проведених досліджень можна зробити висновок, що інформативними маркерами угруповань колембол у дослідженнях антропогенних порушень середовища можна вважати таксономічний склад, структуру домінування і склад домінантних видів, таксономічний спектр із 6 найбагатших за видовим різноманіттям родин, спектри життєвих форм та екологічних груп, а також синекологічні індекси. На прикладі колембол нами доведено перспективність використання відносного показника зміни видового різноманіття D_i для оцінки екологічного стану ґрунту, а також індексу біотопної приуроченості F_{ij} для пошуку індикаторних видів. Вибирання тих чи інших маркерів угруповань залежить від конкретної мети, завдань і об'єкту біоіндикаційних досліджень.

7.2 Особливості біоіндикації на ландшафтному рівні

Ландшафт представляє собою мозаїку природних і антропогенно змінених екологічних умов (екотопів). Еталон ландшафту може бути оцінений за характерним для даного регіону природним рослинним покривом, який називають «формою рослинності» [9]. Важливими одиницями еколандшафтного аналізу за Р. Нефом [цит. за 9] є педотоп (грунтове середовище) та зоотоп (тваринне населення). При використанні традиційних методів землекористування (дрібні господарства й сільгоспугіддя), що характерні для території Закарпаття, спостерігається високий рівень фрагментації середовища та як наслідок просторової диференціації тваринного населення.

Метод біоіндикації на ландшафтному рівні може вирішувати такі завдання [9]:

- 1) Аналіз інтенсивності різних форм навантаження на ландшафт;
- 2) Виявлення природного потенціалу ландшафту і допустимого навантаження на окремі його складові;
- 3) Визначення оптимальної мережі природоохоронних територій.

Актуальними завданнями біоіндикації на ландшафтному рівні залишаються: 1) оцінка ступеня і напрямків антропогенних перетворень ландшафту і 2) описання структурних змін угруповань живих організмів у градієнтах антропогенних факторів середовища [9]. В результаті таких досліджень можна прогнозувати зміни педобіоти й екологічних параметрів ґрунту при різних сценаріях розвитку господарства та управляти цими змінами в майбутньому.

Найбільш перспективним підходом до класифікації внутрішньої структури ландшафту, на думку багатьох вчених, є оцінка гомогенності (окультуреності) екосистем [9, 75, 133]. Він дозволяє об'єктивно оцінити зміни екологічної цілісності ландшафту та його частин (ґрунту, рослинності, тваринного населення та ін.), а також врахувати напрямки й інтенсивність господарського

використання території. Відомо, що перехід від екстенсивного господарства до інтенсивного впливає на збільшення ступеня гемеробності ландшафту і окремих його складових [9].

Досліджені одиниці гемеробної серії біотопів можуть переходити одна в іншу під впливом зміни їхньої окультуреності, тобто інтенсивності використання середовища. Такі переходи можуть бути спонтанними або керованими. Аналіз розподілу досліджених біотопів за шкалою гемеробності, а також структури угруповань колембол та окремих видів за екологічною амплітудою гемеробності, дозволяють провести індикацію змін екологічної цілісності ландшафту та його частин. Беручи до уваги домінуючі напрями та інтенсивність господарського використання Закарпатської низовини, можна прогнозувати динаміку внутрішньоландшафної структури цього регіону, сприяти покращенню екологічної цінності ґрунтового покриву, забезпечити збереження особливо цінних із природничої точки зору ландшафтів, а також виділяти ділянки з низькою якістю ґрунту для забудови або інших форм господарювання.

Для оцінки екологічної цінності ґрунтового покриву за населенням колембол у ландшафтній структурі певного регіону, в тому числі й Закарпатської низовини, ми пропонуємо модифікований показник ІЕЦ (індикатор екологічної цінності ґрунту) (див. розділ 3.2).

Нами було обчислено значення показника ІЕЦ для усіх досліджених біотопів Закарпатської рівнини. Результати проведеної роботи наведено в таблиці 7.2. Як видно з таблиці, досліджено 5 типів біотопів за рівнем окультуреності від метагемеробних до олігогемеробних (крім агемеробних). На території рівнинної частини Закарпаття практично не залишилось агемеробних біотопів (непорушених людиною). Встановлено, що отримані значення індексу ІЕЦ варіюють у широкому діапазоні (0,3 – 99,8) та залежать від ступеня антропогенного впливу на едафотоп і обумовлених цим ефектом параметрів різноманіття угруповань колембол. Найменші значення цього показника

зафіксовано в дуже змінених урбогенних біотопах (теплиця, міські газони та виноградник), а найбільші - в природних

Таблиця 7.2

Характеристика рівня гемеробності та значення показника ІЕЦ за угрупованнями колембол для досліджених біотопів

Біотоп	Гемеробність, (бали)	ІЕЦ
<i>Природні або напівприродні біотопи</i>		
Заплавних дубово-в'язово-ясеневих лісів	Олігогемеробна, (5)	79,4
Субпанонських дубово-грабових лісів	Олігогемеробна, (5)	61,5
Паннонських ксеротермних дубових лісів	Олігогемеробна, (5)	99,8
Ксеротермних субпаннонських чагарників	Олігогемеробна, (5)	70,1
Субпаннонських лучних степів	Олігогемеробна, (5)	63,2
Низинних викошуваних лук	Мезогемеробна, (4)	85,5
Заплавних лук	Мезогемеробна, (4)	74,4
<i>Антропогенно змінені біотопи</i>		
Гідромеліорована лука	Мезогемеробна, (4)	89,2
Боздоський парк	Еугемеробна (3)	30,1
Парк культури «Ж. Перені»	Еугемеробна (3)	22,6
Сквер «Петефі»	Еугемеробна (3)	32,4
Газон на проспекті Свободи м. Ужгорода	Еугемеробна (3)	5,2
Газон на набережній р. Уж м. Ужгорода	Еугемеробна (3)	3,6
Виноградник на околиці м. Ужгорода	Полігемеробна (2)	10,6
Теплиця ботанічного саду м. Ужгорода	Метагемеробна (1)	0,3

Примітка. ІЕЦ - індикатор екологічної цінності ґрунту.

оліго- та мезогемеробних біотопах. Середні значення цей показник демонструє в едафотопіях під міськими парками та скверами.

Таким чином, запропонований нами індекс ІЕЦ є інформативним маркером екологічної цінності ґрунту для колембол. Він добре відображає ступінь антропогенного навантаження на ґрунтові екосистеми та їх окультуреності. Цей маркер може бути використаний для біоіндикації ґрунтового середовища на ландшафтному рівні з метою виявлення біотичного потенціалу різних типів ґрунтів і допустимих норм антропогенного навантаження на них, а також визначення потенційних територій для охорони біорізноманіття ґрунтів.

7.3 Проблеми охорони біорізноманіття ґрунтів

За рівнем різноманіття ґрунтові тварини є однією із основних груп у наземних екосистемах, оскільки на їх частку належить близько 95 % видового багатства і маси тварин, які населяють ландшафт [70, 142]. Серед різних напрямів ґрунтової екології можна виділити дослідження, пов'язані з природоохоронною діяльністю, які дозволяють оцінити перспективність використання педобіоти для охорони ґрунтів [32, 180, 230].

Створення ефективної системи охорони ґрунтової фауни є можливим при дотриманні двох основних принципів [23, 69, 70]. Перший принцип – це цілісна охорона екосистем, а не окремих їх компонентів, оскільки контроль за кожним видом є неможливим. При цьому потрібно враховувати, що кожному типу ґрунтів відповідає певний комплекс тварин. Другий принцип – це створення спеціальної мережі ґрунтових екосистем, що охороняються у різних регіонах.

Давно відомо, що метод видової охорони ґрунтових тварин не є ефективним для збереження природного різноманіття педобіоти [45, 93, 136]. Незважаючи на це, до останнього видання «Червоної книги України» занесено 2 види колембол *Morulina verrucosa* та *Tetrodontophora bielensis*, а також ряд інших представників ґрунтової фауни [135]. Цей факт можна розглядати як один із способів привернути увагу науковців і працівників природоохоронних установ до вивчення цієї багатой в таксономічному плані групи педобіонтів.

На сьогодні за даними І.Я. Капруса [53] в межах території України відомо 574 види колембол. Однак, як вважає цей автор потенційне видове різноманіття колембол може досягати на цій території не менше 800 видів. Крім того, представники цього класу безхребетних мають повсюдне поширення і живуть у різних типах екологічних умов. Тому, використання цієї групи тварин для вирішення соціологічних завдань в регіональному масштабі є вельми перспективним.

Найефективнішим методом охорони ґрунтових організмів, в тому числі й колембол, є збереження біотопів у яких вони живуть [45, 93, 209]. Такий метод

пасивної охорони дозволяє зберегти більшість стенотопних видів ґрунтової фауни, які приурочені до специфічних умов життя. Однак, для цього необхідно знати особливості просторового розподілу різноманіття педобіоти, наявність у складі конкретних угруповань рідкісних і унікальних видів, межі стійкості природних угруповань до антропогенних впливів, а також трофічну структуру локальних педозоокомплексів, які забезпечують функціонування ґрунтових екосистем.

Рідкісні та унікальні види ґрунтових тварин є найціннішим еколого-фауністичним ресурсом. Вони можуть свідчити про історію регіональної фауни, рівень натуральності угруповань і біотопів, а також наявний біотичний потенціал ґрунтів. Ці види можна розглядати як біоіндикатори природоохоронної цінності ґрунтової біоти в конкретних едафотопах. Вони можуть допомогти збереженню багатьох інших, в тому числі й поки-що невідомих для науки таксонів безхребетних, що разом з ними співіснують. Такі види в спеціальній літературі прийнято називати «видами-мішенями» [136]. Тому виявлення біотопів, в яких живуть цінні види безхребетних (види-мішені), є першочерговим завданням для спеціалістів зоологів, які вивчають ґрунтову фауну. Це дозволить локалізувати осередки підвищеного різноманіття ґрунтової біоти, інвентаризувати найцінніші з природничої точки зору її елементи, а також розробити пропозиції для оптимізації регіональної природоохоронної мережі.

До цінних елементів ґрунтової фауни ми пропонуємо віднести такі категорії таксонів: 1) види з «Червоної книги України», 2) види в типових оселищах (*loci typici*), 3) ендемічні карпатські і східно-карпатські види, 4) реліктові таксони, 5) локально поширені монтанні види, 6) види на межі свого ареалу в районі дослідження, 7) дез'юнктивні зоогеографічні елементи (найчастіше борео-монтанні), 8) рідкісні види, що відомі з кількох місць у світі,

До першої групи видів колембол в дослідженому регіоні можна віднести *Tetrodontophora bielanensis*, *Morulina verrucosa*, другої – *Neonaphorura zakarpatica*, *Spinonychiurus eraphius*, *Tetracantella pericarpatica*, третьої -

Superodontella huculica, *Anurida carpatica*, *Orthonychiurus rectopapillatus*, *Onychiuroides igori*, *Endonura incolorata*, *Protaphorura saltuaria*, *Pseudachorutes vasylii*, четвертої - *Heteraphorura carpatica*, *Plutomurus carpaticus*, *Oncopodura crassicornis*, п'ятої - *Superodontella montemaceli*, *Kalaphorura carpenteri*, *Kalaphorura paradoxa*, шостої - *Xenylla uniseta*, *Neanura minuta*, *Isotomurus stepposus*, сьомої - *Tomocerina minuta*, *Orchesella orientalis*, *Friesea afurcata*, восьмої - *Willemia virae*, *Jevania weinera*, *Deuteraphorura frasassii*, *Subisotoma pomorskii*, *Pseudosinella noseki*, *Pratanurida cassagnai*, *Pseudosinella moldavica*.

Як показали наші дослідження, до особливо цінних з природничої точки зору біотопів Закарпаттської рівнини можна віднести фрагменти паннонського ксеротермного дубового лісу, субпаннонського лучного степу і ксеротермного субпаннонського чагарника на Чорній горі біля м. Виноградово. У них виявлено найвище таксономічне різноманіття ґрунтових колембол та цілу низку цінних фауністичних елементів.

Сьогодні в літературі активно обговорюється проблема створення спеціальних заповідників для збереження комплексів ґрунтової біоти, які характерні для певних типів ґрунтів, а також ендемічних видів ґрунтових організмів [93, 180]. Існують різні думки про те, якими мають бути розміри таких заповідників. Однак, відповідь на це питання не може бути отримана без врахування ценотичного й ландшафтного розподілу ґрунтових організмів на конкретних територіях. Дуже важливо виявляти ті частини ландшафту, де резервується високе різноманіття ґрунтових організмів, а також «рефугіуми» концентрації ендемічних, реліктових і інших категорій рідкісних таксонів.

Існування стабільних популяцій ґрунтових тварин і їх комплексів визначається так званим «простором функціонування», в якому можна знайти необхідні ресурси та простір, де різні організми здатні переживати несприятливі екологічні умови [93]. Більшість видів ґрунтових тварин існують у вигляді метапопуляцій, для збереження яких необхідні так звані кластерні заповідники, що враховують внутрішньоландшафтну й регіональну мозаїку просторового розподілу видів або комплексів педобіонтів [190, 191].

Оцінка екосистем за ступенем гемемеробності дозволяє охороняти території з різною екологічною структурою ландшафту і вилучати з природоохоронної мережі ділянки з низькою біологічною якістю ґрунтів. Агемемеробні й олігогемемеробні території з високим або специфічним різноманіттям педобіоти заслуговують першочергової уваги на статус природоохоронних. В окремих випадках варто розглянути питання про охорону мезо- та еугемемеробних ділянок ґрунту, якщо вони містять рідкісні фауністичні елементи або унікальні за структурою функціональні комплекси педобіонтів.

Таким чином, в результаті проведених досліджень запропоновано критерії для аналізу фауністичної репрезентативності угруповань колембол. Виділено 9 созологічних категорій фауни, а також 31 індикаторний вид ногохвісток, який можна використовувати для оцінки фауністичного потенціалу ґрунтів і розроблення практичних рекомендацій щодо кластерної охорони їхнього біорізноманіття.

ВИСНОВКИ

На підставі проведених досліджень уперше досліджено біотопну диференціацію населення колембол Закарпатської низовини, описано специфіку структурної організації їхніх угруповань в основних типах природних та урбанізованих едафотопів регіону; встановлено закономірності перебудови досліджених угруповань у градієнті урбанізації середовища та під впливом гідромеліорації заплавних лук; оцінено екологічний стан ґрунту в урбанізованих біотопах міст Ужгорода і Виноградів; запропоновано біомаркери екологічної якості ґрунтів.

1. У досліджених біотопах Закарпатської низовини достовірно виявлено 197 видів колембол, що належать до 86 родів та 18 родин. Описано два нових для науки таксони *Neonaphorura zakarpatica* і *Neonaphorura graffi*. В лісових біотопах сумарно встановлено 144 види, ксеротермному чагарниковому – 54, лучних – 107 та урбаногенних – 96. На рівні ценотичного α -різноманіття у лісах зафіксовано 24-31 видів, на луках – 20–38, в чагарнику - 29, урбаногенних біотопах 11–25, що залежить від сезонних кліматичних умов і екологічного режиму едафотопів.

2. На основі аналізу екологічної структури населення колембол (Q-статистика, особливості домінування видів, спектри життєвих форм і екологічних груп, індекси різноманіття) виявлено, що в лучних біотопах диференційованість населення колембол є значно більшою, ніж у лісових і чагарникових. У результаті кластерного та ординаційного аналізу встановлено, що група з 26 домінуючих видів колембол добре диференціює природні біотопи. Серед цих домінантів найбільше індикаційне значення мають 6 евритопних видів (*Mesaphorura hylophila*, *Mesaphorura macrochaeta*, *Isotomiella minor*, *Parisotoma notabilis*, *Sphaeridia pumilis*, *Sminthurinus aureus*), які були виявлені в усіх біотопах. Специфічними домінантами лісових біотопів зафіксовано 4 види, чагарникового – 1, лучних - 10.

3. З'ясовано, що в екологічній структурі природних угруповань колембол присутні одночасно представники різних біотопних груп (лісових, лучних, лучно-степових, степових, евритопних та ін.). Однак, конкретні едафотопи диференціюють ті види, що спеціалізовані до даного типу природних умов. Зокрема, для лісових і чагарникових біотопів встановлено 44,4-50 % лісових і лісо-лучних видів, для лучних – 49,1-60 % лучних, лучно-степових, степових і лісо-лучних. Мезофільні за гігропреферендумом види ногохвісток найчастіше складають ядро домінантів у лісових біотопах, ксерорезистентні – у лучних, чагарникових і лучно-степових, а гігрофільні – у заплавах.

4. Під впливом урбанізації зафіксовано різноспрямовані й часто не прогнозовані перебудови таксономічної, біоморфологічної та екологічної структури населення ногохвісток. У дигресивному ряді урбанізованих біотопів спостерігається зменшення загальної щільності (від 12,7 до 1,8 тис. ос./ м²), видового багатства (від 24 до 11 видів), а також різноманіття населення колембол (H' від 2,4 до 1,2; D від 0,47 до 0,17), зростання рівня домінування найчисельніших видів (від 35% до 68%), різкі зміни складу домінантів, а також появу адвентивних таксонів, які не характерні для природних біотопів.

5. Найбільші зміни угруповань колембол під впливом гідромеліорації лук пов'язані з їхньою екологічною структурою. Вони обумовлюють зміну евритопного типу таксоцену на спеціалізований. На ділянці заплавної луки понад 62 % чисельності ногохвісток належить евритопним видам ногохвісток і частка видів спеціалістів не досягає 40 %. Натомість на ділянці осушеної луки види спеціалісти відкритого ландшафту (лучні + лучно-степові + лісо-лучні) складають 45,6 % сумарної чисельності. У спектрі гігропреферендуму встановлено зменшення відносної чисельності гігрофільного та гігромезофільного комплексів видів (сумарно від 23,6 % до 5,7 %) і відповідне збільшення – ксерорезистентного та ксеромезофільного (від 17,5 % до 32,1 %).

6. На основі аналізу біотичного індексу середовища (Di) встановлено, що в антропогенно порушених біотопах відбуваються зміни структури угруповань колембол на 51-87 %, порівняно з контролем. На шкалі екологічного стану ґрунтового середовища вони відповідають інтегральним оцінкам «незадовільний» і «катастрофічний». Під впливом урбанізації та гідромеліорації зафіксовано також заміщення спеціалізованих видів колембол на евритопних.

7. В урботопах міст Ужгорода і Виноградова виявлено 12 синантропних видів колембол (12,1 % дослідженої урбофауни), з яких 8 адвентивних, які були інтродуковані з південних широт. Серед синантропів лише три види *Heteromurus. nitidus*, *Desoria trispinata* і *Arrhopalites caecus* траплялися одночасно в урбанізованих і природних біотопах регіону. Решта дев'ять видів не виявлені за межами досліджених міст Закарпаття.

8. За результатами досліджень запропоновано вісім біомаркерів екологічної якості ґрунтів (біотичний індекс середовища Di, індикатор екологічної цінності ґрунту ІЕЦ, індекс біотопної приуроченості Песенка F_{ij}, структура домінування і склад домінантних видів, спектри життєвих форм та екологічних груп, а також таксономічний спектр із шести найбагатших видами родин колембол).

9. Запропоновано вісім раритетних категорій фауни для оцінки природоохоронної цінності ґрунтової біоти в конкретних біотопах: 1) види з «Червоної книги України», 2) види в типових оселищах (loci typici), 3) ендемічні карпатські і східно-карпатські види, 4) реліктові таксони, 5) локально поширені монтанні види, 6) види на межі свого ареалу в районі дослідження, 7) дез'юнктивні зоогеографічні елементи (найчастіше борео-монтанні), 8) рідкісні види, що відомі з кількох місць у світі, а також 31 індикаторний вид колембол для оцінки раритетності їхніх угруповань.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Акімов І.А. Мікроартроподи як індикатори стану рекультиваційних процесів ґрунту / І.А. Акімов, М.В. Таращук // Вестник зоологии. – 1998. – Т. 32, № 5-6. – С. 15–22.
2. Алейникова М.М. Ландшафтно-экологический обзор фауны почвенных ногохвосток (Collembola) Среднего Поволжья / М.М. Алейникова, Е.Ф. Мартынова // Pedobiologia. – 1966.- Bd. 6, № 1. – S. 35-64.
3. Аноприенко Н.Г. Эколого-фаунистическая характеристика сообщества коллембол (Collembola, Entognatha) искусственной дубравы степной зоны / Н.Г. Аноприенко // Vestnik zoologii. – 2003. – Suppl. 16. – С. 3–12.
4. Бабенко А.Б. Ландшафтная хорология коллембол Таймыра. 1. Биотопическое распределение видов / А.Б. Бабенко // Зоологический журнал. – 2003. - Т. 82, № 8. – С. 937–952.
5. Бей-Биенко Г.Я. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип / Г.Я. Бей-Биенко // Журнал общей биологии. – 1966. – Т. 27, № 1. – С. 5–20.
6. Безкровна О.В. Ногохвістки (Entognatha: Collembola) як компонент лісових екосистем центральної частини України : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.16 "екологія" / О.В. Безкровна. – К., 2008. — 20 с.
7. Бескровная Е.В. Биоиндикация концентраций тяжелых металлов в почве с помощью количественных характеристик сообществ коллембол / Е.В. Бескровная // Материалы международной научной конференции "Экология и биология почв Юга России", октябрь 2007 г., Ростов-на-Дону. – Ростов-на-Дону, 2007. – С. 23–26.
8. Бескровная Е.В. Количественные характеристики сообществ коллембол природных и искусственных лесных биогеоценозов / О.В.

Безкровная, М.В. Таращук // Вісник Дніпропетровського університету. Серія Біологія. Екологія. – Дніпропетровськ: ДНУ, 2005. – Т. 2, № 3. – С. 12–18.

9. Биоиндикация загрязнений наземных экосистем / Ред. Р. Шуберт / Пер. С нем. – М.: Мир, 1988. – 350 с.

10. Бигон М. Экология. Особи, популяції и сообщества / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсед. – М.: Мир, 1989. – Т. 2. – 1989. – 477 с.

11. Биологический энциклопедический словарь / [гл. ред. М.С. Гиляров]. – 2-е изд., исправл. – М.: Советская энциклопедия, 1986. – 864 с.

12. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / [Под общ. ред. А.Ф. Алимова и Н.Г. Богущкой]. – М.-СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 436 с.

13. Бондаренко И. В. Изучение фауны ногохвосток (Collembola, Entognata) в лесных ценозах Левобережной Украины / И. В. Бондаренко // Известия Харьковского энтомологического общества. – 1998а. – Т. 6, вып. 1. – С. 108–112.

14. Бондаренко И. В. Коллемболы байрачных дубрав юго-восточной Украины / И. В. Бондаренко // Известия Харьковского энтомологического общества. – 1998б. – Т. 6, вып. 2. – С. 74–78.

15. Бондаренко-Борисова И. В. Коллемболы (Collembola, Entognata) лесов в степи юго-востока Украины: фауна, экология : автореф. дисс. на соискание науч. степени канд. биол. наук : спец. 03.00.09 „Энтомология” / И.В. Бондаренко-Борисова. – К., 2002. — 20 с.

16. Бондаренко-Борисова И.В. Особенности вертикального распределения ногохвосток (Collembola, Entognatha) в почве байрачного леса / И.В. Бондаренко-Борисова, З.В. Усова // Матеріали всеукраїнської конференції «Біорізноманіття природних і техногенних біотопів України», (19-22 листопада 2011 р.) – Донецьк: ДонНУ, 2001. – Ч. 2. – С. 56–60.

17. Бурдин К.С. Основы биологического мониторинга / К.С. Бурдин. - М.: Изд-во Московского университета, 1985. – 158 с.

18. Второв И.П. Вертикальное распределение микроартропод в лесном черноземе под байрачными лесами Восточной Украины / И.П. Второв // Экология микроартропод лесных почв. – М.: Наука, 1988. – С. 93–100.
19. Вовк О.Б. Попередні результати досліджень ґрунтового покриву заплачних лісів Закарпаття / О.Б. Вовк, О.Л. Орлов, Б.Г. Проць, А. Дрешер // Наукові записки Державного природознавчого музею. – Львів, 2004. – Т. 19. – С. 149-158.
20. Вовк О.Б. Збереження ґрунтів заплачних комплексів Закарпаття, як передумова екологічної стабільності регіону / О.Б. Вовк, О.Л. Орлов // Науковий вісник ЧНУ. Біологія. – Вип. 257. – Чернівці, 2005. – С. 51 – 56.
21. Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв / М.С. Гиляров. – М.: Наука, 1965. – 275 с.
22. Гиляров М. С. Учет мелких членистоногих (микрофауны) и нематод / М.С. Гиляров // Методы почвенно-зоологических исследований. – М.: Наука, 1975. – С. 30-43.24.
23. Гиляров М.С. Индикационное значение почвенных животных при работах по почвоведению, геоботанике и охране природы / М.С. Гиляров // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. – М.: Наука, 1976. – С. 9-18.
24. Гиляров М.С. Почвенные беспозвоночные как индикаторы почвенного режима и его изменений под влиянием антропогенных факторов / М.С. Гиляров // Биоиндикация состояния окружающей среды Москвы и Подмосковья. – М.: Наука, 1982. – С. 8-12.
25. Гоблик К.М. Сучасний стан вивченості різноманіття колембол (Collembola) Закарпатської низовини / К.М. Гоблик, І.Я. Капрусь // Матеріали наукової конференції присвяченої 100-річчю від дня народження професора В.І. Здуна (12-13 лютого 2008 р.) – Львів, 2008. – С. 23–27.
26. Гоблик К.М. Історія і перспективи досліджень ногохвісток Закарпаття / К.М. Гоблик, І.Я. Капрусь // Наукові записки Державного природознавчого музею. – Львів, 2008. – Вип. 24. – С. 167–176.

27. Гоблик К.М. Угрупування ногохвісток (Collembola) лучних ценозів заплави ріки Латориці (Закарпатська низовина) / К.М. Гоблик, І.Я. Капрусь // Матеріали міжнародної наукової конференції «Проблеми вивчення еволюції та хорології таксономічного різноманіття біоти» (30 вересня-1 жовтня 2011 р.) – Львів, 2011. – С. 21–24.
28. Гоблик К.М. Таксономічне різноманіття і просторова диференціація населення колембол дубових лісів Закарпатської низовини / К.М. Гоблик, І.Я. Капрусь // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2012. – Вип. 33. – С. 116-122.
29. Гоблик К.М. Фауна і населення ногохвісток (Collembola) урбанізованих біоценозів Закарпаття / К.М. Гоблик // Матеріали міжнародної конференції «Ужгородські ентомологічні читання» (1-3 жовтня 2009 р.) – Синевир, 2009. – С. 98–99.
30. Гринь Ф.О. Лісова рослинність / Ф.О. Гринь // Рослинність Закарпатської обл. УРСР. - К.: Вид-во АН УРСР, 1954. - С. 23-41.
31. Давидович С.І. Видовий склад колембол (Collembola) урболандшафту м. Ужгорода / С.І. Давидович // Ужгородський науковий вісник. – 2001. – № 9. – Р. 233–237.
32. Добровольский Г.В. Сохранение почв как незаменимого компонента биосферы / Г.В. Добровольский, Е.Д. Никитин. – М.: Изд-во МГУ, 2000. – 185 с.
33. Емельянов И.Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости экосистем / И.Г. Емельянов. – Киев: Б. и., 1999. - 168 с.
34. Израэль Ю.А. Экология и контроль состояния природной среды / Ю.А. Израэль. – М.: Гидрометеиздат, 1984. – 560 с.
35. Кабиров Т.Р. Использование многоуровневой системы индикации биологической активности почв для оценки эффективности методов биорекультивации нефтезагрязненных территорий: автореф. дисс. на соискание учен. степени канд. биол. наук : спец. 03.00.16 „Екологія” и 03.00.24 „Биотехнология” / Т.Р. Кабиров. – Уфа, 2009. — 26 с.

36. Казеев К.Ш. Биологическая диагностика и индикация почв: методология и методы исследований / К.Ш.Казеев, С.И. Колесников, В.Ф. Вальков. – Ростов-на-Дону: Изд-во РГУ, 2003. – 216 с.
37. Капрусь І.Я. Видовий склад і структура населення ногохвісток (Collembola) в корінних і похідних лісах Сколівських Бескид / І.Я. Капрусь // М-ли міжнародної конференції «Фауна Східних Карпат: сучасний стан і охорона», (13-16 вересня 1993 р.). – Ужгород, 1993. – С. 194–197.
38. Капрусь І.Я. Ногохвістки міського саду / І.Я. Капрусь // М-ли конференції «Урбанізація як фактор змін біогеоценотичного покриву», (21-23 вересня 1994 р.). – Львів: Академічний Експрес, 1994. – С. 34–35.
39. Капрусь І.Я. Структура населення ногохвісток (Collembola) как индикатор состояния коренных и трансформированных лесов Украинских Карпат : автореф. дисс. на соискание науч. степени канд. биол. наук : спец. 03.00.16 "Экология" / И.Я. Капрусь. – М., 1995. – 17 с.
40. Капрусь І.Я. Ряд Ногохвістки – Collembola / І.Я. Капрусь // Біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника. – Київ: Інтерекоцентр, 1997в. – С. 254-299, 651-657.
41. Капрусь І.Я. Репрезентативність інвентаризації ґрунтової фауни Карпатського біосферного заповідника на прикладі ногохвісток (Insecta, Collembola) / І.Я. Капрусь // М-ли міжнародної науково-практичної конференції «Карпатський регіон і проблеми сталого розвитку», (13-15 жовтня 1998 р.) – Рахів, 1998. – Т. 2.– 58–61.
42. Капрусь І.Я. Значення колембол у системі біоіндикації лісових ценозів Карпат / І.Я. Капрусь // Праці наукового товариства ім. Шевченка. – Львів, 1999. – Т. 3. – С. 235–248.
43. Капрусь І.Я. Ногохвістки (Collembola) лісових і лучно-степових екосистем Медоборів / І.Я. Капрусь // Охорона біорізноманіття: теоретичні та прикладні аспекти: збірник науково-технічних праць. – Львів: УкрДЛТУ. – 2000а. – № 10. 3. – С. 283–292.

44. Капрусь И.Я. Ногохвостки Волыно-Подолья / И.Я. Капрусь // Экология и фауна почвенных беспозвоночных Западного Волыно-Подолья. – К.: Наукова думка, 2003. – С. 100-172.
45. Капрусь І.Я. Проблеми вивчення та охорони біорізноманіття ґрунтових тварин / І.Я. Капрусь, М.П. Козловський // Дослідження басейнової екосистеми Верхнього Дністра. Збірник наукових праць. – Львів, 2000б. – С. 184-190.
46. Капрусь І.Я. Ногохвістки (Collembola) м. Кам'янець-Подільський / І.Я. Капрусь // Біорізноманіття Кам'янця-Подільського. Попередній критичний інвентаризаційний конспект рослин, грибів і тварин. [ред. О.О. Кагало, М.В. Шевера, А.А. Ліванець]. – Львів: Ліга-Прес, 2004. – С. 135–138.
47. Капрусь І.Я. Висотна диференціація таксономічного різноманіття колембол у гірських регіонах України / І.Я. Капрусь // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2010. – Т. 1(8), № 1. – С. 235–246.
48. Капрусь І.Я. Таксономічна структура і типологія регіональних фаун ногохвісток (Collembola) Євразії / І.Я. Капрусь // Наукові записки державного природознавчого музею. – Львів, 2010г. – Вип. 26. – С. 39–50.
49. Капрусь І.Я. Ландшафтно-зональні та регіональні особливості фауністичних комплексів Collembola на території України / І.Я. Капрусь // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2010б. – Вип. 29. – С. 106-118.
50. Капрусь І.Я. Макрогеографічні тренди таксономічного різноманіття колембол (Collembola) / І.Я. Капрусь // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2010а. – Вип. 28. – С. 106-114.
51. Капрусь І.Я. Порівняльний аналіз фаун Collembola території України / І.Я. Капрусь // Біологічні студії. – 2011а. – Т. 5, № 3. – С. 135–154.
52. Капрусь И.Я. Структура ценоасамблей і біотопний розподіл видів Collembola сухостепової підзони України / І.Я. Капрусь // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2011б. – Вип. 31. – С. 5-15.

53. Капрусь І.Я. Хорология різноманіття колембол (філогенетичний, типологічний і фауністичний аспекти): автореф. дис. на здоб. наук. ступеня д-ра біол. наук: спец. 03.00.08 “Зоологія” / І.Я. Капрусь.– К., 2013. – 41 с.
54. Капрусь І.Я. Вертикальний розподіл і типізація висотних ареалів колембол в Українських Карпатах / І.Я. Капрусь // Наукові записки державного природознавчого музею. – Львів, 2013. – Вип. 29. – С. 73–90.
55. Капрусь І.Я. Фауна Ногохвісток (Collembola) Природного заповідника «Мис Мартьян» / І.Я. Капрусь // Наукові записки Природного заповідника «Мис Мартьян». Вип. 4. М-ли міжнар. наук. конф. 14-17 травня 2013 р. – Ялта, 2013. - С. 129.
56. Капрусь І.Я. Колемболи дубових лісів Закарпаття / І.Я. Капрусь, К.М. Гоблик // Тези доповідей «Охорона та раціональне використання ресурсів Українських Карпат» (23-25 травня 2008 р.) – Ужгород, 2008. – С. 54–55.
57. Капрусь І.Я. Ценотична диференціація фауни і населення колембол (Collembola) на території Волинського Полісся / І.Я. Капрусь, Є.В. Рукавець // Природа Західного Полісся та прилеглих територій. – Луцьк, 2011б. – № 8. – С. 137–148.
58. Капрусь І.Я. Ногохвостки (Collembola) Крима / І.Я. Капрусь, Р.Я. Поморски, Д. Скаржынски, М.Б. Потапов // Зоологический журнал. – 2005. – Т. 85, № 9. – С. 1076–1085.
59. Капрусь І.Я. Роль климатических факторов в пространственной дифференциации разнообразия Collembola / І.Я. Капрусь, М. Sterzyńska // Матеріали міжнародної наукової конференції «Проблеми вивчення еволюції та хорології таксономічного різноманіття біоти», (30 вересня – 1 жовтня 2011 р.) – Львів, 2011г. – С. 49–55.
60. Капрусь І.Я. Ряд ногохвістки – Collembola / І.Я. Капрусь, Ю.Ю. Шрубович // Членистоногі Природного заповідника «Розточчя». – Львів, 2010е. – С. 87–103.
61. Капрусь І.Я. Каталог колембол (Collembola) і протур (Protura) України / І.Я. Капрусь, Ю.Ю. Шрубович, М.В. Таращук. – Львів, 2006. – 164 с.

62. Капрусь І.Я. Колемболи зони широколистяних лісів України / І.Я. Капрусь, Т.М. Махлиннець // М-ли VIII з'їзду ГО «Українського ентомологічного товариства», (26-30 серпня 2013). – Київ, 2013. - С. 62-63.
63. Карпевич А.Ф. Избранные труды: В 2-х томах: Акклиматизация гидробионтов и научные основы аквакультуры. Памятники исторической мысли. – М.: ВНИРО, 1998. – 870 с.
64. Кіш Р. Біотопи Natura 2000 на Закарпатській низовині / Р. Кіш, Є. Мандрик, В. Мірутенко. – Ужгород: Мистецька Лінія, 2006. – 64 с.
65. Киричок Л. С. Структура угруповань мезофауни в захисно-декоративних насадженнях на териконах вугільних шахт Донбасу / Л.С. Киричок, М.М. Ільєнко, О.В. Безкровна // Вестник зоологии. – 2006. – Т. 40, № 5. – С. 437–443.
66. Климовская Д.Т. Класс Entognata отряд Collembola / Д.Т. Климовская, Е.В. Рукавец // Почвенные членистоногие Украинских Карпат. – Киев: Наук. думка, 1988. – С. 133–146.
67. Козловський М.П. Антропогенні зміни ґрунтових безхребетних у заплавлених лісових екосистемах басейну Верхнього Дністра / М.П. Козловський, І.Я. Капрусь, М. Рот // Дослідження басейнової екосистеми Верхнього Дністра. Збірник наукових праць. – Львів, 2000. – С. 123-137.
68. Количественные методы в почвенной зоологии / [Бызова Ю. Б., Гиляров М. С., Дунгер В. и др.]; под. ред. М. С. Гилярова. – М.: Наука, 1987. – 287 с.
69. Криволюцкий Д.А. Почвенная фауна в экологическом контроле / Д.А. Криволюцкий. – М.: Наука, 1994. – 268 с.
70. Криволюцкий Д.А. Почвенная фауна в кадастре животного мира / Д.А. Криволюцкий, А.Д. Покаржевский, М.Г. Сизова. – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского университета, 1985. – 96 с.
71. 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.

72. Кузнецова Н.А. Влажность и распределение коллембол / Н.А. Кузнецова // Зоологический журнал. – 2003. – Т. 82, № 2. – Р. 239–247.
73. Кузнецова Н.А. Организация сообществ почвообитающих коллембол / Н.А. Кузнецова. – М.: ГНО Прометей, 2005. – 244 с.
74. Лебедева Н.В. Биологическое разнообразие / Н.В. Лебедева, Н.Н. Дроздов, Д.А. Криволуцкий. – М.: ГИЦ Владос, 2004. – 432 с.
75. Ляшенко О.А. Биоиндикация и биотестирование в охране окружающей среды: учебное пособие / О.А. Ляшенко. – СПб: ГТУРП, 2012. – 67 с.
76. Маринич О.М. Фізична географія України: Підручник / О.М. Маринич, П.Г. Шищенко. – К.: Т-во "Знання" КОО, 2006. – 511 с.
77. Мартынова Е.Ф. Комплексные исследования лесной дубравы «Лес на Ворскле» / Е.Ф. Мартынова // Ученые записки ЛГУ. Серия биологические науки. – 1967. - № 331, вып. 50. – С. 190–202.
78. Мартынова Е.Ф. Ногохвостки (Collembola) из гнезд мелких млекопитающих приазовских степей / Е.Ф. Мартынова, В.Е. Складар // Вестник зоологии. – 1973. – № 6. – С. 67–70.
79. Махлинець Т.М. Колемболи лісостепової зони України / Т.М. Махлинець, І.Я. Капрусь // М-ли міжнародної науково-практичної конференції «Досягнення і перспективи ентомологічних досліджень» присвяченої 70-річчю з дня заснування кафедри ентомології ім. проф. М.П. Дядечка (20-23 травня 2014) .- 2014. – С. 127.
80. Мелецис В.П. Биоиндикационное значение коллембол (Collembola) при загрязнении почвы березняка-кисличника индустриальной кальцийсодержащей пылью / В.П. Мелецис // Загрязнение природной среды кальцийсодержащей пылью. - Рига: Зинатне, 1985. – С. 149-209.
81. Методы почвенно-зоологических исследований / [Под общ. ред. М.С. Гилярова]. – М.: Наука, 1975. – 277 с.

82. Миркин Б.М. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии / Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг, Л.Г. Наумова. – М.: Наука, 1989. – 223 с.
83. Миркин Б.М. Адвентизация растительности: инвазионные виды и инвазибельность сообществ / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова // Успехи современной биологии. – 1985. - Т. 121, № 6. – С. 550-562.
84. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мэгарран. – М.: Мир, 1992. – 181 с.
85. Надточий С.Э. Население коллембол сосняков различных типов и его изменение в результате мелиорации : автореф. дисс. на соискание науч. степени канд. биол. наук : спец. 03.00.16 „Экология” / С.Э. Надточий. – М., 1992. — 17 с.
86. Определитель коллембол фауны СССР / [А.Б. Бабенко, Н.А. Кузнецова, М.Б. Потапов и др.]. – М.: Наука, 1988. – 214 с.
87. Определитель коллембол фауны России и сопредельных стран. Семейство Nurogastruridae / [А.Б. Бабенко, Н.М. Чернова, М.Б. Потапов и др.]. – М.: Наука, 1994. – 336 с.
88. Орлов О.Л. Класифікація ґрунтів заплавних комплексів (на прикладі Закарпатської низовини) / О.Л. Орлов, О.Б. Вовк // Праці НТШ, Екологічний збірник-4. – Львів, 2008. – Т.13. – С. 86-97.
89. Орлов О.Л. Різноманіття та особливості поширення ґрунтів Закарпатської низовини / О.Л. Орлов, О.Б. Вовк // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2010. – Вип. 28. – С. 147-151.
90. Оселищна концепція збереження біорізноманіття: базові документи Європейського Союзу / [Під ред. О.О. Кагало, Б.Г. Проця]. – Львів.: ЗУКЦ, 2012. – 278 с.
91. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю.А. Песенко. – М.: Наука, 1982. – 287с.

92. Прокопенко А.А. Коллемболы Левобережной Украины : автореф. дисс. на соискание науч. степени канд. биол. наук : спец. 03.00.16 „Экология” / А.А. Прокопенко. – М., 1988. – 19 с.
93. Покаржевский А.Д. Пространственная экология почвенных животных / А.Д. Покаржевский, К.Б. Гонгальский, А.С. Зайцев, Ф.А. Савин. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. – 174 с.
94. Попович С.Ю. Основні структурні елементи Карпатської екомережі / С.Ю. Попович // Заповідна справа в Україні. – 2007. - Т. 13, Вип. 1-2. – С. 80-89.
95. Потапов М.Б. Методы исследования сообществ микроартропод. Пособие для студентов и аспирантов / М.Б. Потапов, Н.А. Кузнецова. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – 84 с.
96. Природа Закарпатської області / [Під ред. Геренчука К. І.] – Львів: Вища школа, 1981. – 156 с.
97. Природа Украинской ССР. Климат / Бабиченко В. Н., Барабаш М. Б., Логинов К. Т. и др. – К. : Наук. думка, 1984. - 232 с.
98. Природа Украинской ССР. Растительный мир / Андриенко Т. Л., Блюм О. Б., Вассер С. П. и др.– К.: Наук. думка, 1985. - 208 с.
99. Природа Украинской ССР. Ландшафты и физико-географическое районирование / Маринич А. М., Пащенко В. М., Шищенко П. Г. и др. – К.: Наук. думка, 1985. – 224 с.
100. Природа Украинской ССР. Почвы / [Вернандер Н. Б., Гоголев И. Н., Ковалишин Д. И. и др.]. – Киев: Наук. думка, 1986. – 216 с.
101. Природні багатства Закарпаття / Кол. авт. упорядник В.Л. Боднар. – Ужгород: Карпати, 1989. - 287с.
102. Рукавець Є.В. Ногохвістки (Collembola) листяних лісів Волинського та Малого Полісся / Є.В. Рукавець. - Ужгородські ентомологічні читання: матер. міжнар. конф. (Синевир, 1–3 жовтня 2009 р.). - Синевир, 2009. - С. 134.

103. Рукавец Е.В. Ногохвостки Национального парка “Цуманская Пуща” (Волинское Полесье) / Е.В. Рукавец. - Итоги полевого сезона – 2010: матер. I регион. науч. зоол. конф. (Брест, 12–13 декабря 2010 г.). - Брест, 2010. – С. 26.
104. Рукавец Е.В. Материалы к фауне ногохвосток бассейна р.Стырь (Волинское Полесье, Украина) / Е.В. Рукавец. - Проблемы почвенной зоологии: матер. XVI Всерос. совещ. по почв. зоол. (Ростов-на-Дону, 4–7 октября 2011 г.). – Москва, Ростов-на-Дону, 2011. – С. 106–107.
105. Рукавец Є.В. Таксономічна і синекологічна характеристика асамблей ногохвісток болотних біотопів Волинського Полісся / Є.В. Рукавец. // Біологічні студії. – 2013. - Том 7, №3. - С. 205–216.
106. Сергиенко М.И. Почвенные членистоногие Украинских Карпат / М.И. Сергиенко, И.К. Загайкевич, Я.И. Харамбура и др. – К.: Наукова думка, 1988. – 244 с.
107. Скворцов А.К. Аборигенные и адвентивные компоненты популяции ежи (*Dactylus glomerata* L.) в Московской области / А.К. Скворцов, Т.А. Зайцева // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. – М.: Московское общество испытателей природы, 1989. – С. 8-11.
108. Солнцева Е.Л. Почвенные микроартроподы пойменного луга в условиях средней полосы Европейской части СССР / Е.Л. Солнцева, Е.В. Терешкова // Ученые записки МГПИ им. В.И. Ленина. - 1974. – С. 18-38.
109. Старостенко Е.В. К изучению фауны коллембол (*Collembola*) заповедных территорий юго-востока Украины / Е.В. Старостенко // Матеріали конференції присвяченої 75-річчю Канівського природного заповідника «Роль природоохоронних територій у збереженні біорізноманіття», (8-10 вересня, 1998 р.) – Канів, 1998а. – С 242–243.
110. Старостенко Е.В. Фауна коллембол заповедника "Каменные Могилы" /Е.В. Старостенко, Усова З.В. // Труды филиала Украинского степного природного заповедника "Каменные Могилы" (юбилейный сборник). – Вып.1. – Киев: Фитосоциоцентр, 1998. –С. 98–103.
111. Старостенко О.В. До вивчення сезонної динаміки угруповань

коллембол в умовах відкритих ландшафтів степів південно-східної України / О.В. Старостенко // Науковий вісник: Сучасна екологія і проблеми сталого розвитку суспільства. – Львів: УкрДЛ-ТУ. – 1999. – С. 172–176.

112. Старостенко Е.В. Изучение особенностей сообществ коллембол (*Collembola*) степных ценозов юго-востока Украины в условиях разнорежимного заповедания (на примере заповедника "Хомутовская степь") / О.В. Старостенко, З.В. Усова // Матеріали Всеукраїнської конференції студентів, аспірантів та молодих вчених «Біорізноманіття природних та техногенних біотопів України», (19-22 листопада 2001 р.) – Ч. II. – Донецьк: ДонНУ. – 2001. – С 56–60.

113. Старостенко Е.В. Коллемболы (*Collembola*) Луганского природного заповедника / О.В. Старостенко, М.В. Тарашук // Вестник зоологии. – 2003. – Suppl. № 16. – С. 138-141.

114. Старостенко О.В. Колемболи (*Collembola*, *Entognatha*) заповідних територій південного сходу України: фауна та екологія : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.08 "зоологія" / О.В. Старостенко. – К., 2004. – 22 с.

115. Стебаева С. К. Жизненные формы ногохвосток (*Collembola*) / С.К. Стебаева // Зоологический журнал. – 1970. – Т. 44, № 10. – С. 1437-1454.

116. Стебаева С.К. Структура и динамика сообществ коллембол / С.К. Стебаева // Микроартроподы, почвы, растительность в условиях пульсирующего увлажнения (на примере Карасукской равнины). – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1991. – С 104-153.

117. Степанов А.М. Методология биоиндикации и фоновое мониторинга экосистем суши / А.М. Степанов // Экотоксикология и охрана природы. – М., 1988. – С. 28-108.

118. Тарашук М.В. К фауне ногохвосток Каневского государственного заповедника / М.В. Тарашук // Фауна и экология ногохвосток. – М.: Наука, 1984. – С. 113–117.

119. Тарашук М.В. Эколого-фаунистическая характеристика почвенных ногохвосток (*Collembola*) в двух биотопах лесостепи УССР / М.В. Тарашук // Фауна и биоценологические связи насекомых Украины. – К.: Наукова думка, 1987. – С. 4–12.

120. Тарашук М.В. Ногохвостки (*Collembola*, *Entognatha*) лесостепи Правобережной Украины (фауна, зоогеография, экология): : автореф. дисс. на соискание науч. степени канд. биол. наук : спец. 03.00.08 „Зоология” и 03.00.09 „Энтомология” / М.В. Тарашук. – К., 1993. — 24 с.

121. Тарашук М.В. Биотопические фаунокомплексы ногохвосток (*Collembola*, *Entognatha*) основных лесостепных ландшафтов / М.В. Тарашук. – Киев, 1994. – 54 с. – Деп. в ВИНТИ 27.07.94, № 1972-В94.

122. Тарашук М.В. Таксономическая структура фауны ногохвосток (*Collembola*, *Entognatha*) в провинциях лесостепи Евразии / М.В. Тарашук // Известия РАН. Серия биологическая. – 1995а. – № 5. – С. 566–578.

123. Тарашук М.В. О биотопическом распределении ногохвосток (*Collembola*, *Entognatha*) в основных ландшафтах лесостепи Приднепровской возвышенности. Сообщение 1 / М.В. Тарашук // Вестник зоологии. – 1995б. – № 4. – С. 29-37.

124. Тарашук М.В. Фаунистические комплексы ногохвосток (*Collembola*, *Entognatha*) лесостепи Евразии / М.В. Тарашук // Известия РАН. Серия биологическая. – 1996а. – № 2. – С. 215–224.

125. Тарашук М.В. Биотопическая сопряженность видов ногохвосток (*Collembola*, *Entognatha*) в лесостепи Приднепровской возвышенности. Сообщение 2 / М.В. Тарашук // Вестник зоологии. – 1996б. – № 1-2. – С. 46-51.

126. Тарашук М.В. Сезонні зміни просторового розподілу ногохвісток (*Collembola*, *Entognatha*) у сосняку дубово-орляковому Київського Полісся / М.В. Тарашук, О.В. Безкровна // Вестник зоологии. – 2000. – Т. 34, № 4-5. – С. 479-54.

127. Тарашук М.В. Використання показників біологічного різноманіття колембол (*Collembola*, *Entognatha*) для оцінки ефективності рекультивациі

грунту / М.В. Тарашук, О.В. Безкровна // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2000а. – Т. 1, № 8. – С. 49–59.

128. Тарашук М.В. Сезонні зміни просторового розподілу ногохвісток (Collembola, Entognatha) у сосняку дубово-орляковому Київського Полісся / М.В. Тарашук, О.В. Безкровна // Вестник зоологии. – 2000б. – Т. 34, № 4-5. – С. 47–54.

129. Тарашук М.В. Ногохвістки (Collembola) у ландшафтах України / М.В. Тарашук, І.В. Бондаренко-Борисова, О.В. Безкровна, О.В. Старостенко. – Донецьк, 2013. – 408 с.

130. Тарашук М.В. Ногохвістки (Collembola, Entognatha) урбанізованих ландшафтів м. Кривого Рогу / М.В. Тарашук, Т.В. Горбань // Вестник зоологи. – 2006. – Т. 40, №5. – С. 427–436.

131. Тарашук М.В. Влияние способа обработки почвы на население ногохвосток / М.В. Тарашук, А.М. Малиенко // Почвоведение. – 1992. – № 3. – С. 78–86.

132. Тимошенко А.А. Формирование видовых группировок ногохвосток (Collembola, Entognatha) на породных отвалах угольных шахт Донбасса / А.А. Тимошенко // Вестник зоол. – 1995. – № 4. – С. 37–42.

133. Туровцев В.Д. Биоиндикация: Учеб. Пособие / В.Д. Туровцев, В.С. Краснов. – Тверь: Твер. гос. ун-т, 2005. – 260 с.

134. Ханисламова Г.М. Особенности комплексов ногохвосток в условиях пойменных местообитаний / Г.М. Ханисламова // Фауна и экология ногохвосток. – М.: Наука, 1984. – С. 78-89.

135. Червона книга України. Тваринний світ / [за ред. І.А. Акімова]. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 600 с.

136. Чернобай Ю.М. Сучасні проблеми і методи охорони педобіонтів / Ю.М. Чернобай, І.Я. Капрусь // Роль природозаповідних територій Західного Поділля та Юри Ойцовської у збереженні біологічного та ландшафтного різноманіття Збірник наукових праць. - Тернопіль: Лілея, 2003. - С. 547–549.

137. Чернобай Ю.Н. Экология и фауна почвенных беспозвоночных Западного Волыно-Подолья / Ю.Н. Чернобай, И.Я. Капрусь, В.Б. Ризун и др. – К.: Наукова думка, 2003. – 390 с.
138. Чернобай Ю.Н. Педокомплексы беспозвоночных в системе биогеоценотических связей / Ю.Н. Чернобай, И.Я. Капрусь, В.В. Меламуд, В.Б. Ризун // Экология и фауна почвенных беспозвоночных Западного Волыно-Подолья. – К.: Наукова думка, 2003. – С. 100-172.
139. Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши / Ю.И. Чернов. – М.: Мысль, 1975а. – 222 с.
140. Чернов Ю.И. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа / Ю.И. Чернов // Методы почвенно-зоологических исследований. – М.: Наука, 1975б. – С. 160–216.
141. Чернов Ю.И. Структура животного населения Субарктики / Ю.И. Чернов. – М.: Наука, 1978. – 167 с.
142. Чернов Ю.И. Экология и биогеография. Избранные работы / Ю.И. Чернов. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 580 с.
143. Чернов А.В. Население коллембол Восточноевропейских широколиственных лесов / А.В. Чернов, Н.А. Кузнецова, М.Б. Потапов // Зоологический журнал. – 2010. - Т. 89, № 5. – С. 559–573.
144. Чернова Н.М. Принципы количественного анализа населения коллембол / Н.М. Чернова // Фауна и экология ногохвосток. – М.: Наука, 1984. – С. 29-43.
145. Чернова Н.М. Анализ пространственного распределения почвенных микроартропод в пределах одной растительной ассоциации / Н.М. Чернова, М.Н. Чугунова // *Pedobiologia*. – 1967. – Bd. 7, № 1. – S.67–87.
146. Чернова Н.М. Экология / Н.М. Чернова // Определитель коллембол фауны СССР. – М.: Наука, 1988. – С. 38-51.
147. Чернова Н.М., Общие особенности структуры населения ногохвосток лесных почв / Н.М. Чернова, Н.А. Кузнецова // Экология микроартропод лесных почв. М.: Наука, 1988. – С. 5-24.

148. Чеснокова С.М. Биологические методы оценки качества объектов окружающей среды: учебное пособие. В 2 частях. Ч.1. Методы биоиндикации / С.М. Чеснокова. – Владимир: Изд-во Владимирского государственного университета, 2007. – 84 с.

149. Цалан Ю.В. Колебболи (Collembola) заплавних лісів долини ріки Латориці / Ю.В. Цалан, Ю.Ю. Шрубович // Наукові записки Державного природознавчого музею. – Львів, 2008. – Вип. 24. – С. 177–184.

150. Цалан Ю.В. Вплив гідромеліорації на угруповання ногохвісток (Collembola) заплавних дібров Закарпаття / Ю.В. Цалан // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – Вип. 23. – 2008. – С.254–258.

151. Цалан Ю.В. Таксономічна і типологічна структура фауни Collembola заплавних лісів та її природоохоронне значення / Ю. В. Цалан // Наукові записки Державного природознавчого музею. – Львів, 2010. – Вип. 26. – С. 51–60.

152. Цалан Ю.В. Антропогенні трансформації угруповань колембол (Collembola) в заплавних лісах Закарпаття : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.16 "екологія" / Ю.В. Цалан. – К., 2011. — 20 с.

153. Шапошникова Е.В. Ногохвостки хребта Черногора Украинских Карпат / Е.В. Шапошникова // Фауна и экология ногохвосток. – М.: Наука, 1984. – С. 111–113.

154. Шапошнікова Е.В. Ногохвістки родини Tomoceridae та роду *Friesea* Dalla Torre, 1895 родини Brachystomellidae / Е.В. Шапошникова // Каталог музейних фондів. Зб. наук. праць. – Львів, 1987. – С. 76–81.

155. Швееенкова Ю.Б. Фауна и население коллембол (Hexapoda, Collembola) в зональных биотопах лесостепи Среднего Поволжья / Ю.Б. Швееенкова // Зоологический журнал. – 2010. – Т. 89, № 4. – С. 442–458.

156. Шеляг-Сосонко Ю.Р. Ліси формації дуба звичайного на території України та їх еволюція / Ю.Р. Шеляг-Сосонко.- К.: Наук. думка, 1974. — 240 с.

157. Шеляг-Сосонко Ю.Р. Синтаксономічна різноманітність лісової рослинності долини Тиси та її приток / Ю.Р. Шеляг-Сосонко, П.М. Устименко, Д.В. Дубина // Український ботанічний журнал. – 2010. – Т. 67, № 2. – С. 187-199.

158. Шилов И.А. Экология: Учебник для биологических и медицинских специальностей вузов (2-е издание исправленное) / И.А. Шилов. – М.: Высшая школа, 2000. – 512 с.

159. Шрубович Ю.Ю. Фауна і населення ногохвісток (*Collembola*) вибраних урбоекосистем м. Львова / Ю.Ю. Шрубович // Науковий вісник: Проблеми та перспективи розвитку лісового господарства. – Львів: УкрДЛТУ, 1998. – № 9.1. – С. 87–92.

160. Шрубович Ю.Ю. Порівняльний аналіз угруповань ногохвісток (*Collembola*) природних та урбанізованих букових лісів Розточчя / Ю.Ю. Шрубович // Природа Розточчя. Вип. 1. Біоценологічні дослідження: підходи, методики, результати: Збірник наукових праць. – Івано-Франкове, 1999а. – С. 157–162.

161. Шрубович Ю.Ю. Особливості структури і динаміки мікроугруповань *Collembola* під поодинокими деревами у "вікнах" асфальту / Ю.Ю. Шрубович // Науковий вісник: Сучасна екологія і проблеми сталого розвитку суспільства. – Львів: УкрДЛТУ, 1999б. – № 9.7. – С. 184–188.

162. Шрубович Ю.Ю. Населення ґрунтових ногохвісток паркових екосистем міста Львова / Ю.Ю. Шрубович // Наукові основи збереження біотичної різноманітності: Зб. наук. праць. – Львів: Ліга-Прес, 2000. – № 1. – С. 107–112.

163. Шрубович Ю.Ю. Фауна ногохвісток (*Collembola*) оранжерей, підвалів та квіткових горщиків / Ю.Ю. Шрубович // Наукові записки Державного природознавчого музею НАН України. – Львів, 2001а. – Т. 16. – С. 153–158.

164. Шрубович Ю.Ю. Структурна організація угруповання ногохвісток (*Collembola*) екосистеми газону м. Львова / Ю.Ю. Шрубович // Наук. основи

збереж. біотичн. Різноманітності. Збірник наукових праць. – Львів: Ліга-Прес, 2001б. – № 3. – С. 95-100.

165. Шрубович Ю.Ю. Біотопні преферендуми масових видів колембол в умовах урбосередовища / Ю.Ю. Шрубович // Науковий вісник УжНУ. Сер. Біол. – 2001с. – № 9. – С. 276–278.

166. Шрубович Ю.Ю. Формування населення ґрунтових ногохвісток (Collembola) урбанізованих екосистем м. Львова : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.16 "екологія" / Ю.Ю. Шрубович. – Чернівці, 2002а. – 17с.

167. Шрубович Ю.Ю. Базова оцінка угруповань ногохвісток бучин України / Ю.Ю. Шрубович // Наук. зап. Держ. природозн. музею НАН України. – Львів, 2003. – Т. 18. – С. 151-156.

168. Шрубович Ю.Ю. Структура угруповань ногохвісток (Collembola) навколоводних біотопів м. Львова / Ю.Ю. Шрубович // Наукові записки Державного природознавчого музею НАН України. – Львів, 2006. – Вип. 22. – С. 47–60.

169. Яворницький В.І. Угруповання ґрунтових мікроартропод техногенного ландшафту Яворівського ДГХП «Сірка» / В.І. Яворницький, В.В. Меламуд, І.Я. Капрусь // Наукові записки Державного природознавчого музею НАН України. – Львів, 2008. – Вип. 24. – С. 195–206.

170. Arbea J.I. Collémbolos de Navarra (Norte de la Peninsula Ibérica. I. Orden Poduromorpha (Collembola) / J.I. Arbea, R. Jordana // Pamplona: Publicaciones de Biología de la Universidad de Navarra, 1991. – Ser. Zoologica, 22. – 149 p.

171. Babenko A. Collembolan assemblages of poplar deserts and subarctic nival communities / A. Babenko // Pedobiologia. – 2000. – Bd. 44. – P. 421–429.

172. Belke G. Rys historyi naturalnej Kamienca Podolskiego / G. Belke. – Warszawa: Drukarnia gazety codziennej, 1859. – S. 81.

173. Bellinger P.F. 1996-2013. Checklist of the Collembola of the World / P.F. Bellinger, K.A. Christiansen, F. Janssens [Electronic resource]. – Режим доступу до ресурсу: <http://www.collembola.org>
174. 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. – P. 11–21.
175. Brand H. Effect of sampling time on estimates of soil Arthropod populations / H. Brand // *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*. – 1979. – Vol.16, № 4. – P. 499-515.
176. Bretfeld G. Synopses on Palearctic Collembola. Vol. 2: Symphypleona / G. Bretfeld // *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz*. – 1999. – Bd. 731, №. 1. – S. 1–318.
177. de Candolle A. *Geographie Botanique Raisonnee* / A. de Candolle. - Vol. 1-2. – Paris, 1855. – 1365 p.
178. Carlton J.T. Biological invasions and cryptogenic species / J.T. Carlton // *Ecology*. – 1996. – Vol. 77. – P. 1653-1655.
179. Connel J.H. Diversity in tropical rainforest and coral rifs / J.H. Connel // *Sciences*. – 1978. – Vol. 1999. – P. 1302-1310.
180. Decaëns T. The values of soil animals for conservation biology / T. Decaëns, J.J. Jimenez, C. Gioia, G.J. Measey, P. Lavelle // *European Journal of Soil Biology*. – 2006. - Vol. 42. – P. 23-38.
181. Dunger W. *Methoden der Bodenbiologie* / W. Dunger, H.J. Fiedler. – Jena: Gustav Fiszher, 1989. – 432 s. Ettema C.H., Wardle D.A. Spatial soil ecology / C.H. Ettema, D.A. Wardle // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2002. – Vol. 17. – P. 177-183.
182. Dunger W. Synopses on Palearctic Collembola. Vol. 6/1: Tullbergiidae / W. Dunger, B. Schlitt // *Soil organisms*. – 2011. – Vol. 83, №. 1. – P. 1–168.
183. Eijsackers H. A future for soil ecology? Connecting the system levels: moving from genomes to ecosystems – Opening Lecture to the XIII ICSZ

“Biodiversity of soil organisms and ecosystem functioning” / H. Eijsackers // *European Journal of Soil Biology*. – 2001. - Vol. 37. – P. 213-220.

184. Greenslade P. Collembola of the Southern Australian Culture Steppe and Urban Environments: A Review of their Pest Status and Key to Identification / P. Greenslade, J.E. Ireson // *Journal of the Australian Entomological Society* – 1986. – Vol. 25. – P. 273-291.

185. Greenslade P. Additions to the Collembolan Fauna of the Antarctic / P. Greenslade, K.A. Wise // *Transactions* of the Royal Society of South Australia – 1984. – Vol. 108, № 4. – P. 203-205.

186. Jordana R. Synopses on Palearctic Collembola. Vol. 7/1: Capbryinae, Entomobryini / R. Jordana // *Soil organisms*. – 2012. – Vol. 84, №. 1. – P. 1-390.

187. Hågvar S. Collembola in Norwegian coniferous forests soils. II. Vertical distribution / S. Hågvar // *Pedobiology*. – 1983. – Bd. 25. – P. 383-401.

188. Hågvar S. Log-normal distribution of dominance as an indicator of stressed soil microarthropod communities / S. Hågvar // *Acta zoologica Fennica*. – 1994. – Vol. 195. – P. 71-80.

189. Hammer I. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis [Electronic resource] / III. Hammer, D.A.T. Harper, P.D. Ryan// *Palaeontologia Electronica*. – 2001. – Vol. 4, № 1. – 9 p. (http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)

190. Hanski I. Metapopulation dynamics / I. Hanski // *Nature*. -1998. – Vol. 396. – P. 41-49.

191. Hanski I. The shrinking world: Ecological consequences of habitat loss / I. Hanski. – Oldendorf: International Ecology Institute, 2005. – 307 p.

192. Heywood V.H. Patterns, extents and modes of invasion by terrestrial plants / V.H. Heywood // *Biological invasions: A Global Perspective*. – Chichester: John Wiley and Sons, 1989. – P. 31-55.

193. Hopkin S.P. Biology of the springtails (Insecta: Collembola) / S.P. Hopkin. – Oxford, New York, Tokyo: Oxford University press, 1997. – 330 p.

194. Kaprus' I.J. The fauna of springtails (*Collembola*) from selected habitats in Roztocze / I.J. Kaprus' // *Fragmenta faunistica*. – 1998. - 41, 3. P. 15-28.
195. Kaprus' I.J. Reaction of *Collembola* communities to anthropogenic substitution of forests in the Upper Dnister Basin (Eastern Beskidy) / I.J. Kaprus' // *Roczniki Bieszczadzkie*. – 1999. – Vol. 8. – P. 257–270.
196. Kaprus I.J. On the genus *Neonaphorura* Bagnall, 1935 (*Collembola*, *Tullbergiidae*) with description of two new species from Ukraine / I.J. Kaprus, K.M. Goblyk // *Annales zoologici*. – 2015. - Vol. 65, № 1. – P. 667–688.
197. Kaprus' I.J. Niche differentiation among epigeic *Collembola* in primeval Carpathian beech and ash forests in Uzhans'ky National Park (Ukraine) / I.J. Kaprus', M. Sterzyńska // *Contributions to Soil Zoology in Central Europe I*. [eds. Tajovský K., Schlaghamenský J., Pižl V.]. – České Budějovice, 2005. – P. 47–51.
198. Kaprus' I.J. New species of *Superodontella* Stach, 1949 (*Collembola*, *Odontellidae*) from western part of Ukraine / I.J. Kaprus', W.M. Weiner // *Zootaxa*. – 2007.– Vol. 1516. – P. 39–48.
199. Kaprus' I.J. Review of the Palearctic *Protaphorura* Absolon, 1901 species of *octopunctata* group (*Collembola*: *Onychiuridae*) / I.J. Kaprus', R.J. Pomorski // *Annales zoologici*. – 2008. – Vol. 58, № 4. – P. 667–688.
200. Kaprus' I.J. *Superodontella* Stach, 1949 (*Collembola*, *Odontellidae*) of Ukraine: new species, comparative morphological analysis and distribution / I.J. Kaprus' // *Acta zoologica cracoviensia*. – 2009a. – Vol. 52B, № 1-2. – P. 21–34.
201. Kaprus' I.J. The genus *Pseudachorutes* Tullberg, 1871 (*Collembola*, *Neanuridae*) in the Ukraine with descriptions of new species / I.J. Kaprus', W. Weiner // *Zootaxa*. – 2009b. – Vol. 2166. –P. 1–23.
202. Kopeszki V.H. A first attempt using soil dwelling collembolan species *Fosomia candida* (W i l e m) and *Heteromurus nitidus* (T e m p l e t o n) as an active bioindication in a beech forest ecosystem / V.H. Kopeszki // *Zoologischer Anzeiger*. – 1992. - № 228. – P. 82–90.
203. Kováč L. Comparison of collembolan assemblages (*Haxapoda*, *Collembola*) of thermophilous oak woods and *Pinus nigra* plantations in the Slovak

Karst (Slovakia) / L. Kováč, N. Kostúrová, D. Miklisová // *Pedobiologia*. - 2005. – Vol. 49. – P. 29–40.

204. Kseneman M. Apterygota z rezervace “Pop Ivan” na Podcarpatske Rusi / M. Kseneman // *Sbornik vyzkumnych ustavu zemedelskych ĀSR*. – 1938. – № 152. – S. 451–524.

205. Kuznetsova N.A. Collembolan guild structure as an indicator of tree plantation conditions in urban areas / N.A. Kuznetsova // *Memorabilia zoologica*. – 1994. – Vol. 49. – P. 197-205.

206. Leppäkoski E. Xenodiversity of European brackish water seas: North American contribution / E. Leppakoski, S. Olenin // Petersen J. (ed.). *Marine Bioinvasions. Proceedings of the first national conference*. - Massachusetts Cambridge, MA, 2000. – P. 107-119.

207. Magurran A.E. *Measuring Biological diversity* / A.E. Magurran. – Blackwell Publishing company, 2004. – 256 p.

208. Nosek J. The investigation on the Apterygota from nests of small mammals in the east Carpathians (Ukrainian SSR) / J. Nosek, S.O. Vysotskaya // *Biologické Práce*. – 1973. – 19, № 5. – P. 5-75.

209. Pawłowski J. Sprawozdanie z dyskusji nad problemami ochrony bezkręgowców i ich środowisk życiowych ze szczególnym uwzględnieniem gatunków rzadkich i zagrożonych / J. Pawłowski // *Roczniki Bieszczdzkie*. – 1999. - № 8. – P. 68-73.

210. Petersen H. Comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes / H. Petersen, M. Luxton // *Oikos*. – 1982. – Vol. 39. – P. 287–388.

211. Petersen H. General aspects of collembolan ecology at the turn of the millenium / H. Petersen // *Pedobiologia*. – 2002. - V. 46. - P. 246–260.

212. Pomorski R.J. Onychiurinae of Poland (Collembola: Onychiuridae) / R.J. Pomorski // *Genus*. –1998a.– BS (Suppl.). – 201 p.

213. Pomorski J.R. Redescription of *Protaphorura octopunctata* (Tullberg, 1876) and *Protaphorura quadriocellata* (Gisin, 1947) with description of two new

related species from Siberia and Europe (Collembola: Onychiuridae) / J.R. Pomorski, I.J. Kaprus' // *Revue Suisse de Zoologie*. – 2007.– Vol. 114, № 1. – P.127–139.

214. Potapow M. Synopses on Palearctic Collembola. Vol. 3: Isotomidae / Potapow M. // *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz*. – 2001. – Bd. 73, H. 2. – S. 1–603.

215. Potapov M.B. New and little known palearctic Pachyotominae (Collembola, Isotomidae) / M.B. Potapov, L.E. Lobkova, J.J. Shrubovych // *Russian Entomological Journal*. – 2005. – Vol. 14, № 1. – P.75–82.

216. Rusek J. Ecological specialization in some *Mesaphorura* species (Collembola, Tullbergiinae) / J. Rusek // *Acta Entomologica Bohemoslovica* –1979. – Vol. 76. - P. 109–115.

217. Rusek J. A new classification of Collembola and Protura life forms / J. Rusek // *Contribution to Soil Zoology in Central Europe II*. [eds. Tajovský K., Schlaghamenský J., Pižl V.]. – České Budějovice, 2007. – P. 109–115.

218. Shrubovych J.J. The fauna of springtails (Collembola) in Lviv City / J.J. Shrubovych // *Vestnik zoologii*. – 2002. – 36, 2. – P. 63-67.

219. Sławska M. Propozycja metody waloryzacji ekosystemów leśnych wykorzystującej epigeiczno-glebowe zgrupowania skoczogonków (Collembola: Hexapoda) / M. Sławska. - Warszawa: Wydawnictwo SGGW, 2005. - 208 s.

220. Sterzyńska M. Structure of springtail (Collembola) communities in urban green of Warsaw / M. Sterzyńska // *Memorabilia zoologica*. – 1987. – Vol. 42. – P. 3-18.

221. Sterzyńska M. Communities of Collembola in natural and transformed soils of the linden-oak-hornbeam sites of the Mazovian Lowland / M. Sterzyńska // *Fragmenta faunistica*. – 1990. – Vol. 12, № 11. – 262 p.

222. Sterzyńska M. Comparative analysis of dominant species in springtail communities (Hexapoda: Collembola) of urban greens in Moscow and Warsaw / M. Sterzyńska, N. Kuznetsova // *Fragmenta faunistica*. – 1997. – Vol. 40, № 2. – P. 15-26.

223. Sterzynska M. Diversity and structure of Collembola communities in wetlands / M. Sterzyńska, R. Ehrnsberger // Soil zoology in Central Europe. – České Budějovice: AS CR, 1999. – P. 325-334.
224. Sterzyńska M. Assemblages of soil Collembola in wetlands in the floodplains of some Polish rivers / M. Sterzyńska. – Warsaw: MiIZ, 2009. – 96 p.
225. Stöcker G. Ein Modell der Dominanzstruktur und seine Anwendung. 1. Modellbildung, Modellrealisierung, Dominanzklassen / G. Stöcker, A. Bergmann // Arch. Naturschutz u. Landschaftsforschung. - 1977. – Vol. 17, № 1. – P. 1–26.
226. Tischler W. Grundzüge der terristischen Tierökologie / Tischler W. – Braunschweig, 1949. – 219 s.
227. Thibaud J.-M. Synopses on Palearctic Collembola. Vol. 4: Hypogastruridae / J.-M. Thibaud, H.-J. Schulz, M.M. da Gama // Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz. – 2004. – Bd. 75, H. 2. – S. 1–287.
228. Whittaker R. H. Evolution and measurement of species diversity /R.H. Whittaker // Tarpon. – 1972. – 21. – P. 213-251.
229. Whittaker R.H. Evolution of species diversity in land communities / R.H. Whittaker // Evolutionary Biology. – 1977. – Vol. 10. – P. 1–67
230. Yoccoz N.G. Monitoring of biological diversity in space and time / N.G. Yoccoz, J.D. Nichols, T. Boulinier // Trends in Ecology and Evolution. – 2001. – Vol. 16. – P. 446-453.

Додаток А

**Зведений список видів ногохвісток дубових лісів Закарпатської низовини
та їх ареалогічна, біоморфологічна і екологічна характеристики**

Родина, вид	Характеристики виду		
HYPOGASTRURIDAE Börner, 1906	АГ	ЖФ	БГ
<i>Hypogastrura socialis</i> (Uzel, 1891)	ЗП	ВП	Г лчб
<i>Ceratophysella denticulata</i> (Bagnall, 1941)	К	ВП	К-М лчс
<i>Ceratophysella granulata</i> Stach, 1949	ЗЄ	ВП	Г-М лс
<i>Ceratophysella luteospina</i> Stach, 1920	Є	ВП	М лс
<i>Ceratophysella mosquensis</i> (Becker, 1905)	ЄС	ВП	Г лчб
<i>Ceratophysella silvatica</i> Rusek, 1964	ЦЄ	ВП	Г-М лс
<i>Choreutinula inermis</i> (Tullberg, 1871)	ЗП	к	К лс
<i>Shoettella ununguiculata</i> (Tullberg, 1869)	Г	к	К лчс
<i>Microgastrura duodecimoculata</i> Stach, 1922	ПЄК	нп	Г-М лс
<i>Xenylla boeneri</i> Axelson, 1905	Є	к	К лчс
<i>Xenylla uniseta</i> Gama, 1963	ПЄ	к	К лчс
<i>Xenylla brevisimilis brevisimilis</i> Stach, 1949	ЗП	к	К лчс
<i>Willemia anophthalma</i> Börner, 1901	ЦБбм		
<i>Willemia denisi</i> Mills, 1932	ЦБбм	гг	М лс
<i>Willemia virae</i> Kaprus', 1997	ЦЄ	гг	? Г-М лс
<i>Willemia scandinavica</i> Stach, 1949	Г	гг	Г-М лс
ODONTELLIDAE Massoud, 1967			
<i>Superodontella multisensillata</i> Kaprus', Weiner, 2007	ЦЄ	нп	М лс
<i>Superodontella huculica</i> Kaprus', Weiner, 2007	ЦЄ	нп	М лс
<i>Superodontella lamellifera</i> Axelson, 1903	Є	к	К лс
<i>Superodontella montemaceli</i> Arbea et Weiner, 1992	ЦЄ	нп	М лс
BRACHYSTOMELLIDAE (Stach, 1949)			
<i>Brachystomella parvula</i> (Schäffer, 1896)	К	ВП	К лчс
NEANURIDAE Börner, 1901			
<i>Friesea albida</i> Stach, 1949	ЦЄ	нп	М лс
<i>Friesea mirabilis</i> (Tullberg, 1871)	К	ВП	ГМ лл
<i>Friesea truncata</i> Cassagnau, 1958	ТП	ВП	ГМ лл
<i>Pseudachorutella asigillata</i> (Börner, 1901)	Є	ВП	М лс
<i>Pseudachorutes corticicolus</i> (Schäffer, 1896)	Г	к	? К лчс
<i>Pseudachorutes dubius</i> Krausbauer, 1898	Є	ВП	Г-М лс
<i>Pseudachorutes parvulus</i> Börner, 1901	ТП	ВП	М лс
<i>Pseudachorutes vasylii</i> Kaprus' & Weiner, 2009	ЦЄ	ВП	М лс
<i>Pseudachorutes subcrassus</i> Tullberg, 1871	ЗЄ	ВП	М лс
<i>Anurida carpatica</i> Babenko, 1998	ЦЄ	пг	М лс
<i>Anurida ellipsoides</i> Stach, 1949	Є	вг	Г лс
<i>Neanura minuta</i> Gisin, 1963	ЦЄ	к	К лс
<i>Neanura muscorum</i> (Templeton, 1835)	К	пг	М лс
<i>Deutonura albella</i> (Stach, 1920)	ЗЄ	пг	Г-М лс
<i>Deutonura stachi</i> Gisin, 1952	ЦЄ	пг	Г-М лс
<i>Endonura incolorata</i> Stach, 1951	ЦЄ	пг	?Г-М лс
<i>Thaumanura carolii</i> (Stach, 1920)	ЗЄ	к	К лс

Продовж. додатку А

ONYCHIURIDAE Börner, 1909			
<i>Kalaphorura carpenteri</i> (Stach, 1919)	ЦЄ	вГ	? Г-М лс
<i>Kalaphorura paradoxa</i> (Schäffer, 1900)	ЦЄ	вГ	? Г-М лс
<i>Heteraphorura carpatica</i> (Stach, 1934)	ЦЄ	вГ	? Г-М лс
<i>Micraphorura absoloni</i> (Börner, 1901)	Г	гГ	М лс
<i>Protaphorura armata</i> (Tullberg, 1869)	К	вГ	Г-М лл
<i>Protaphorura saltuaria</i> Pomorski & Kaprus', 2007	ЦЄ	вГ	? Г-М лс
<i>Protaphorura aurantiaca</i> (Ridley, 1880)	Є	вГ	К лчс
<i>Protaphorura campata</i> (Gisin, 1952)	ТП	вГ	Г-М лл
<i>Protaphorura pannonica</i> (Haybach, 1960)	ЗЄ	вГ	К лчс
<i>Protaphorura sakatoi</i> (Yosii, 1966)	ТЄС	вГ	К лчс
<i>Protaphorura subarmata</i> (Gisin, 1957)	ТП	вГ	Е е
<i>Allonychiurus volinensis</i> (Szeptycki, 1964)	ЦЄ	гГ	К лчс
<i>Spinonychiurus epaphius</i> Kaprus' et Tsalan, 2009	ЦЄ	гГ	? Г-М лл
<i>Onychiuroides igori</i> Pomorski, 2006	ЦЄ	вГ	Г-М лс
<i>Onychiuroides bureschi</i> (Handschin, 1928)	ЦЄ	вГ	? Г-М лс
<i>Onychiuroides pseudogranulosus</i> (Gisin, 1951)	ЦЄ	вГ	? Г-М лс
<i>Deuteraphorura silesiaca</i> (Dunger, 1977)	ЦЄ	вГ	? Г-М лс
<i>Deuteraphorura frasassii</i> Fanciulli, 1999	ПЄ	вГ	? К лчс
<i>Orthonychiurus rectopapillatus</i> (Stach, 1933)	ЦЄ	вГ	М лс
TULLBERGIIDAE Bagnall, 1935			
<i>Doutnacia xerophila</i> Rusek, 1974	Є	гГ	К лчс
<i>Mesaphorura critica</i> Ellis, 1976	Є	гГ	К лчс
<i>Mesaphorura florum</i> Simon et al., 1994	ЗЄ	гГ	Е е
<i>Mesaphorura hylophila</i> Rusek, 1971	Є	гГ	Г лс
<i>Mesaphorura macrochaeta</i> Rusek, 1976	К	гГ	Е е
<i>Mesaphorura rudolphi</i> Rusek, 1987	ЦЄ	гГ	? М лс
<i>Mesaphorura simoni</i> Jordana et Arbea, 1994	ПЄ	гГ	? К-М лл
<i>Mesaphorura sylvatica</i> Rusek, 1971	ТП	гГ	Г-М лс
<i>Mesaphorura yosii</i> (Rusek, 1967)	К	гГ	М лс
<i>Mesaphorura tenuisensillata</i> Rusek, 1974	ТП	гГ	Г-М лс
<i>Metaphorura affinis</i> (Börner, 1902)	ТП	вГ	К лчс
<i>Stenaphorura quadrispina</i> (Börner, 1901)	Г	вГ	Г лс
ISOTOMIDAE Schäffer, 1896			
<i>Tetracanthella pericarpatica</i> Kaprus' et Tsalan, 2009	ЦЄ	к	К лс
<i>Anurophorus cuspidatus</i> Stach, 1920	ЗЄ	к	К лс
<i>Folsomides parvulus</i> Stach, 1922	К	пГ	К-М лл
<i>Subisotoma pusilla</i> (Schäffer, 1900)	ЗЄ	к	К лс
<i>Subisotoma pomorskii</i> Potapov et al., 2009	СЄ	вП	? М лс
<i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg, 1871)	Г	пГ	Е е
<i>Folsomia candida</i> Willem, 1902	К	вГ	М лч
<i>Folsomia fimetaria</i> (Linnaeus, 1758)	Г	вГ	М лс
<i>Folsomia manolachei</i> Bagnal, 1939	Г	пГ	Е е
<i>Folsomia penicula</i> Bagnal, 1939	Є	пГ	М лс
<i>Folsomia similis</i> Bagnall, 1939	К	гГ	? К-М лл
<i>Proisotoma minima</i> Absolon, 1901	Г	нП	К лчс
<i>Proisotoma minuta</i> (Tullberg, 1871)	К	вП	К лчс

Продовж. додатку А

<i>Hemisotoma orientalis</i> (Stach, 1947)	3-ЦП	нп	К лчс
<i>Isotomiella minor</i> (Schäffer, 1895)	К	вг	Г-М лл
<i>Vertagopus cinereus</i> Nicolet, 1941	Є	к	К лс
<i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer, 1896)	К	нп	Е е
<i>Desoria propinqua</i> (Axelson, 1902)	ТП	вп	К лчс
<i>Desoria tigrina</i> Nicolet, 1842	К	вп	М лл
<i>Desoria fennica</i> (Reuter, 1895)	ТП	вп	? Г-М лс
<i>Desoria violacea</i> (Tullberg, 1876)	ЄС	вп	М лс
<i>Isotoma anglicana</i> Lubbock, 1873	Г	вп	К-М лл
<i>Isotoma viridis</i> Bourlet, 1895	Г	вп	М лч
<i>Isotoma riparia</i> (Nicolet, 1842)	Г	вп	? Г-М лл
<i>Isotomurus palustris</i> Müller, 1776	К	н	Г нв
<i>Isotomurus stepposus</i> Potapov et Starostenko, 2002	ЦЄ	вп	К с
ONCOPODURIDAE Carl et Lebedinsky, 1905			
<i>Oncopodura crassicornis</i> Schoebotham, 1911	Є	вг	? М лл
TOMOCERIDAE Schäffer, 1896			
<i>Tomocerina minuta</i> (Tullberg, 1876)	Г	нп	М лс
<i>Tomocerus vulgaris</i> (Tullberg, 1871)	Г	нп	К-М лл
<i>Tomocerus minor</i> (Lubbock, 1862)	Є	нп	К-М лл
<i>Plutomurus carpaticus</i> Rusek & Weiner, 1978	ЦЄ	нп	М лс
<i>Pogonognathellus flavescens</i> (Tullberg, 1871)	Г	нп	Г-М лл
ENTOMOBRYIDAE Schött, 1891			
<i>Orchesella cincta</i> (Linnaeus, 1758)	АЄ	а	М лс
<i>Orchesella flavescens</i> (Bourlet, 1839)	Г	а	Е е
<i>Orchesella pseudobifasciata</i> Stach, 1960	3Є	к	К лс
<i>Orchesella bifasciata</i> Nicolet, 1842	3Є	а	К-М лл
<i>Orchesella orientalis</i> Stach, 1960	ЦЄ	а	К лчс
<i>Heteromurus nitidus</i> (Templeton, 1835)	АЄ	пг	К-М лл
<i>Entomobrya puncteola</i> Usel, 1891	Є	а	М лс
<i>Entomobrya corticalis</i> (Nicolet, 1841)	ТП	к	К лс
<i>Entomobrya marginata</i> (Tullberg, 1871)	ТП	вп	Е е
<i>Entomobrya muscorum</i> (Nicolet, 1841)	Є	а	М лс
<i>Willowsia nigromaculata</i> (Lubbock, 1873)	Г	к	К лс
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i> Tullberg, 1871	Г	вп	М лч
<i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius, 1775)	АЄ	вп	Е е
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i> (Gmelin, 1788)	ТП	вп	Е е
<i>Lepidocyrtus ruber</i> Schött, 1902	Є	вп	Г нв
<i>Lepidocyrtus violaceus</i> (Geoffroy, 1762)	Г	вп	К лчс
<i>Pseudosinella alba</i> (Packard, 1873)	АЄ	пг	М лч
<i>Pseudosinella horaki</i> Rusek, 1985	Є	пг	М лч
<i>Pseudosinella noseki</i> Rusek, 1985	ЦЄ	вг	? Г-М лл
PARONELLIIDAE Börner, 1913			
<i>Cyphoderus albinus</i> Nicolet, 1842	ТП	с	К лчс
NEELIDAE Folsom, 1896			
<i>Megalothorax minimus</i> Willem, 1900	К	гг	Г-М лс
SMINTHURIDIDAE Börner, 1906			
<i>Sminthurides parvulus</i> (Krausbauer, 1898)	Є	н	Г лчб

Продовж. додатку А

<i>Sminthurides malmgreni</i> (Tullberg, 1876)	К	н	Г нв
<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer, 1898)	К	вп	Е е
KATIANNIDAE Börner, 1913			
<i>Sminthurinus aureus</i> (Lubbock, 1862)	Г	вп	Е е
<i>Sminthurinus elegans</i> (Fitch, 1863)	К	вп	Е е
<i>Sminthurinus gisini</i> Gama, 1965	ЗП	вп	? М лс
ARRHOPALITIDAE Richards, 1968			
<i>Arrhopalites caecus</i> (Tullberg, 1871)	Г	пг	Е е
<i>Pygmarrhopalites secundarius</i> (Gisin, 1958)	ТП	пг	М лс
<i>Pygmarrhopalites terricola</i> (Gisin, 1958)	ЗП	пг	Г-М лс
<i>Pygmarrhopalites sericus</i> (Gisin, 1947)	ЗП	пг	М лс
DICYRTOMIDAE Börner, 1906			
<i>Ptenothrix setosa</i> (Krausbauer, 1898)	ЄС	а	Г-М лс
<i>Ptenothrix atra</i> (Linnaeus, 1758)	Г	а	М лс
<i>Dicyrtoma fusca</i> (Lubbock, 1873)	Г	а	Г-М лл
<i>Dicyrtomina minuta</i> (Fabricius, 1783)	К	а	Г-М лл
<i>Dicyrtomina ornata</i> (Nicolet, 1842)	К	а	Г-М лл
SMINTHURIDAE Lubbock, 1862			
<i>Allacma fusca</i> (Linnaeus, 1758)	Г	а	Г-М лл
<i>Caprainea marginata</i> (Schött, 1893)	ЗП	вп	Г лл
<i>Lipothrix lubbocki</i> (Tullberg, 1872)	ЗП	вп	Е е
<i>Sminthurus maculatus</i> Tömösvary, 1883.	ПЄ	а	К лчс
<i>Spatulosminthurus flaviceps</i> Tullberg, 1871	Г	а	К-М лч
BOURLETIELLIDAE Börner, 1912			
<i>Deuterosminthurus bicinctus</i> (Koch, 1840)	ТП	вп	Г-М лл
<i>Deuterosminthurus pallipes</i> (Bourlet, 1842)	ТП	а	К лчс
Всього 144 види, 70 родів і 17 родин			

Примітка. АГ-ареалогічна група, ЖФ-життєва форма, БГ-біотопна група. *Типи і групи ареалів*: К-космополітний, Г-голарктичний, ТП-транспалеарктичний, ТЄС-трансєвразійський суббореальний, ЦЄ-центральноевропейський, ЗЄ-західноевропейський, ЄС-євросибірський, З-ЦП-західно-центральнопалеарктичний, АЄ-американсько-європейський, СЄ-східноевропейський, ЗП-західнопалеарктичний, ПЄ-південноевропейський, ПЄК-південноевропейсько-кавказький, ЦБм-циркумбореальний бореомонтанний. *Групи життєвих форм*: а - атмобіонтна, н - нейстонна, к - кортицикольна, с - синекоморфна, вп - верхньопідстилова, нп - нижньопідстилова, пг - підстилово-ґрунтова, вг - верхньоґрунтова, гг - глибокоґрунтова. *Біотопні групи*: комплекси гігрофільних (Г), гігро-мезофільних (Г-М), мезофільних (М), мезо-ксерофільних (М-К), ксерорезистентних (К) і еврибіонтних (Е) видів; групи степових (с), лісових (лс), лучних (лч), лісо-лучних (лл), лучно-степових (лчс), евритопних (е), лучно-болотних (лчб) і навколоводних (нв) видів.

Додаток Б

**Зведений список видів ногохвісток лучних біотопів Закарпатської
низовини та їх біоморфологічна і екологічна характеристики**

Родина, вид	Характеристики виду	
HYPOGASTRURIDAE Börner, 1906	ЖФ	БГ
<i>Hypogastrura socialis</i> (Uzel, 1891)	ВП	Г лчб
<i>Ceratophysella denticulata</i> (Bagnall, 1941)	ВП	К-М лчс
<i>Ceratophysella armata</i> (Nicolet, 1841)	ВП	Г-М лс
<i>Ceratophysella succinea</i> Gisin, 1949	ВП	К лчс
<i>Choreutinula inermis</i> (Tullberg, 1871)	К	К лс
<i>Xenylla maritima</i> Tullberg, 1869	К	К лчс
<i>Xenylla uniseta</i> Gama, 1963	К	К лчс
<i>Willemia intermedia</i> Mills, 1934	ГГ	М лч
<i>Willemia virae</i> Kaprus', 1997	ГГ	? Г-М лс
ODONTELLIDAE Massoud, 1967		
<i>Superodontella multisensillata</i> Kaprus', Weiner, 2007	НП	М лс
BRACHYSTOMELLIDAE (Stach, 1949)		
<i>Brachystomella parvula</i> (Schäffer, 1896)	ВП	К лчс
NEANURIDAE Börner, 1901		
<i>Friesea afurcata</i> Denis, 1927	ВП	К с
<i>Friesea truncata</i> Cassagnau, 1958	ВП	ГМ лл
<i>Pseudachorutes subcrassus</i> Tullberg, 1871	ВП	М лс
<i>Pseudachorutes parvulus</i> Börner, 1901	ВП	М лс
<i>Pseudachorutes pratensis</i> Rusek, 1973	ВП	К лчс
<i>Anurida tullbergi</i> Schött, 1891	НП	Глчб
<i>Anurida ellipsoides</i> Stach, 1949	ВГ	Г лс
<i>Pratanurida cassagnai</i> Rusek, 1973	ВП	К лчс
<i>Neanura muscorum</i> (Templeton, 1835)	ПГ	М лс
<i>Deutonura albella</i> (Stach, 1920)	ПГ	Г-М лс
ONYCHIURIDAE Börner, 1909		
<i>Protaphorura armata</i> (Tullberg, 1869)	ВГ	Г-М лл
<i>Protaphorura campata</i> (Gisin, 1952)	ВГ	Г-М лл
<i>Protaphorura cancellata</i> (Gisin, 1956)	ВГ	М лч
<i>Protaphorura sakatoi</i> (Yosii, 1966)	ВГ	К лчс
<i>Protaphorura subarmata</i> (Gisin, 1957)	ВГ	Е е
<i>Spinonychiurus epaphius</i> Kaprus' et Tsalan, 2009	ГГ	? Г-М лл
TULLBERGIIDAE Bagnall, 1935		
<i>Doutnacia xerophila</i> Rusek, 1974	ГГ	К лчс
<i>Mesaphorura critica</i> Ellis, 1976	ГГ	К лчс
<i>Mesaphorura florum</i> Simon et al., 1994	ГГ	Е е
<i>Mesaphorura hylophila</i> Rusek, 1971	ГГ	Г лс
<i>Mesaphorura macrochaeta</i> Rusek, 1976	ГГ	Е е
<i>Mesaphorura rudolfi</i> Rusek, 1987	ГГ	? М лс
<i>Mesaphorura yosii</i> (Rusek, 1967)	ГГ	М лс
<i>Paratullbergia callipygos</i> (Börner, 1902)	ВГ	? К-М лч
<i>Neonaphorura zakarpatica</i> (Kaprus et Goblyk, 2015)	ВГ	К с

Продовж. додатку Б

<i>Metaphorura affinis</i> (Börner, 1902)	вГ	К лчс
<i>Stenaphorura quadrispina</i> (Börner, 1901)	вГ	Г лс
<i>Stenaphorura lubbocki</i> (Bagnall, 1935)	вГ	Г-М лс
<i>Jevania weinerae</i> Rusek, 1978	ГГ	? К-М лч
ISOTOMIDAE Schäffer, 1896		
<i>Tetracanthella pericarpatica</i> Kaprus' et Tsalan, 2009	к	К лс
<i>Pachyotoma crassicauda</i> (Tullberg, 1871)	н	Г б
<i>Folsomides marchicus</i> (Frenzel, 1941)	нП	К лчс
<i>Isotomodes productus</i> (Axelson, 1906)	ГГ	К лчс
<i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg, 1871)	пГ	Е е
<i>Folsomia candida</i> Willem, 1902	вГ	М лч
<i>Folsomia manolachei</i> Bagnal, 1939	пГ	Е е
<i>Folsomia penicula</i> Bagnal, 1939	пГ	М лс
<i>Proisotoma minima</i> Absolon, 1901	нП	К лчс
<i>Proisotoma minuta</i> (Tullberg, 1871)	вП	К лчс
<i>Proisotomodes bipunctatus</i> (Axelson, 1903)	пГ	М лл
<i>Hemisotoma orientalis</i> (Stach, 1947)	нП	К лчс
<i>Hemisotoma thermophila</i> (Axelson, 1900)	вП	К лчс
<i>Isotomiella minor</i> (Schäffer, 1895)	вГ	Г-М лл
<i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer, 1896)	нП	Е е
<i>Desoria propinqua</i> (Axelson, 1902)	вП	К лчс
<i>Desoria tigrina</i> Nicolet, 1842	вП	М лл
<i>Desoria fennica</i> (Reuter, 1895)	вП	? Г-М лс
<i>Desoria trispinata</i> (Mac Gillivray, 1896)	вП	Г лчб
<i>Desoria violacea</i> (Tullberg, 1876)	вП	М лс
<i>Isotoma anglicana</i> Lubbock, 1873	вП	К-М лл
<i>Isotoma viridis</i> Bourlet, 1895	вП	М лч
<i>Isotomurus palustris</i> Müller, 1776	н	Г нв
<i>Isotomurus stepposus</i> Potapov et Starostenko, 2002	вП	К с
TOMOCERIDAE Schäffer, 1896		
<i>Tomocerina minuta</i> (Tullberg, 1876)	нП	М лс
<i>Tomocerus vulgaris</i> (Tullberg, 1871)	нП	К-М лл
<i>Tomocerus minor</i> (Lubbock, 1862)	нП	К-М лл
<i>Pogonognathellus flavescens</i> (Tullberg, 1871)	нП	Г-М лл
ENTOMOBRYIDAE Schött, 1891		
<i>Orchesella cincta</i> (Linnaeus, 1758)	а	М лс
<i>Orchesella flavescens</i> (Bourlet, 1839)	а	Е е
<i>Orchesella pseudobifasciata</i> Stach, 1960	к	К лс
<i>Orchesella multifasciata</i> Scherbakow, 1898	а	К-М лл
<i>Orchesella orientalis</i> Stach, 1960	а	К лчс
<i>Orchesella spectabilis</i> Tullberg, 1871	а	К-М лл
<i>Heteromurus major</i> (Moniez, 1889)	вП	К-М лл
<i>Entomobrya bimaculata</i> Stach, 1963	а	М лс
<i>Entomobrya marginata</i> (Tullberg, 1871)	вП	Е е
<i>Willowsia nigromaculata</i> (Lubbock, 1873)	к	К лс
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i> Tullberg, 1871	вП	М лч
<i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius, 1775)	вП	Е е

Продовж. додатку Б

<i>epidocyrtus ruber</i> Schött, 1902	вп	Г нв
<i>Lepidocyrtus nigrescens</i> Szeptycki, 1967	а	М лч
<i>Lepidocyrtus violaceus</i> (Geoffroy, 1762)	вп	К лчс
<i>Lepidocyrtus paradoxus</i> Usel, 1890	а	К лчс
<i>Pseudosinella alba</i> (Packard, 1873)	пг	М лч
<i>Pseudosinella horaki</i> Rusek, 1985	пг	М лс
<i>Pseudosinella moldavica</i> Gama, Busmachi, 2002	пг	К-М лл
<i>Pseudosinella noseki</i> Rusek, 1985	вг	? Г-М лл
<i>Pseudosinella octopunctata</i> Börner, 1901	нп	К лчс
PARONELLIIDAE Börner, 1913		
<i>Cyphoderus albinus</i> Nicolet, 1842	с	К лчс
NEELIDAE Folsom, 1896		
<i>Megalothorax minimus</i> Willem, 1900	гг	Г-М лс
SMINTHURIDIDAE Börner, 1906		
<i>Sminthurides parvulus</i> (Krausbauer, 1898)	н	Г лчб
<i>Sminthurides malmgreni</i> (Tullberg, 1876)	н	Г нв
<i>Sminthurides schoetti</i> (Axelson, 1903)	н	Г лчб
<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer, 1898)	вп	Е е
KATIANNIDAE Börner, 1913		
<i>Sminthurinus aureus</i> (Lubbock, 1862)	вп	Е е
<i>Sminthurinus elegans</i> (Fitch, 1863)	вп	Е е
<i>Sminthurinus gisini</i> Gama, 1965	вп	? М лс
ARRHOPALITIDAE Richards, 1968		
<i>Pygmarrhopalites terricola</i> (Gisin, 1958)	пг	Г-М лс
DICYRTOMIDAE Börner, 1906		
<i>Ptenothrix setosa</i> (Krausbauer, 1898)	а	Г-М лс
SMINTHURIDAE Lubbock, 1862		
<i>Caprainea marginata</i> (Schött, 1893)	вп	Г лл
<i>Sminthurus multipunctatus</i> Schäffer, 1896	а	М лл
<i>Spatulosminthurus flaviceps</i> Tullberg, 1871	а	К-М лч
BOURLETIELLIDAE Börner, 1912		
<i>Bourletiella arvalis</i> (Fitch, 1863)	а	М лч
<i>Deuterosminthurus pallipes</i> (Bourlet, 1842)	а	К лчс
<i>Heterosminthurus sp.</i>	вп	Г-М лл
Всього 107 видів, 58 родів і 16 родин		

Примітка. ЖФ-життєва форма, БГ-біотопна група. *Групи життєвих форм:* а - атмобіонтна, н - нейстонна, к - кортицикольна, с - синекорморфна, вп - верхньопідстильова, нп - нижньопідстильова, пг - підстильово-грунтова, вг - верхньогрунтова, гг - глибокогрунтова. *Біотопні групи:* комплекси гігрофільних (Г), гігро-мезофільних (Г-М), мезофільних (М), мезо-ксерофільних (М-К), ксерорезистентних (К) і еврибіонтних (Е) видів; групи степових (с), лісових (лс), лучних (лч), лісо-лучних (лл), лучно-степових (лчс), евритопних (е), лучно-болотних (лчб) і навколводних (нв) видів.

Додаток В

Зведений список видів колембол Закарпатської рівнини

Родина, вид	Тип біотопу		
	ліси і чагарники	луки	урбанізоване середовище
HYPOGASTRURIDAE Börner, 1906			
<i>Hypogastrura socialis</i> (Uzel, 1891)	+	+	
<i>Hypogastrura viatica</i> (Tullberg, 1872)			+
<i>Hypogastrura vernalis</i> (Carl, 1901)			+
<i>Hypogastrura assimilis</i> (Krausbauer, 1898)			+
<i>Ceratophysella armata</i> (Nicolet, 1841)		+	+
<i>Ceratophysella denticulata</i> (Bagnall, 1941)	+	+	+
<i>Ceratophysella granulata</i> Stach, 1949	+		+
<i>Ceratophysella luteospina</i> Stach, 1920	+		
<i>Ceratophysella mosquensis</i> (Becker, 1905)	+		
<i>Ceratophysella silvatica</i> Rusek, 1964	+		
<i>Ceratophysella succinea</i> Gisin, 1949		+	
<i>Choreutinula inermis</i> (Tullberg, 1871)	+	+	+
<i>Acherontiella cassagnau</i> Thibaud, 1967			+
<i>Shoettella ununguiculata</i> (Tullberg, 1869)	+		
<i>Microgastrura duodecimoculata</i> Stach, 1922	+		
<i>Xenylla boerner</i> Axelson, 1905	+		
<i>Xenylla corticalis</i> Börner, 1901			+
<i>Xenylla maritima</i> Tullberg, 1869		+	
<i>Xenylla uniseta</i> Gama, 1963	+	+	
<i>Xenylla brevisimilis brevisimilis</i> Stach, 1949	+		
<i>Xenylla welchi</i> Folsom, 1916			+
<i>Willemia anophthalma</i> Börner, 1901	+		
<i>Willemia denisi</i> Mills, 1932	+		
<i>Willemia virae</i> Kaprus', 1997	+	+	
<i>Willemia scandinavica</i> Stach, 1949	+		+
<i>Willemia intermedia</i> Mills, 1934		+	
ODONTELLIDAE Massoud, 1967			
<i>Superodontella multisensillata</i> Kaprus', Weiner, 2007	+	+	
<i>Superodontella huculica</i> Kaprus', Weiner, 2007	+		
<i>Superodontella lamellifera</i> Axelson, 1903	+		
<i>Superodontella montemaceli</i> Arbea et Weiner, 1992	+		
BRACHYSTOMELLIDAE (Stach, 1949)			
<i>Brachystomella parvula</i> (Schäffer, 1896)	+	+	+
NEANURIDAE Börner, 1901			
<i>Friesea afurcata</i> Denis, 1927		+	
<i>Friesea albida</i> Stach, 1949	+		
<i>Friesea mirabilis</i> (Tullberg, 1871)	+		
<i>Friesea truncata</i> Cassagnau, 1958	+	+	+
<i>Pseudachorutella asigillata</i> (Börner, 1901)	+		
<i>Pseudachorutes corticicolus</i> (Schäffer, 1896)	+		
<i>Pseudachorutes dubius</i> Krausbauer, 1898	+		

Прожовж. додатку В

<i>Pseudachorutes pratensis</i> Rusek, 1973		+	
<i>Pseudachorutes parvulus</i> Börner, 1901	+	+	+
<i>Pseudachorutes vasylii</i> Kaprus' & Weiner, 2009	+		
<i>Pseudachorutes subcrassus</i> Tullberg, 1871	+	+	
Pratanurida <i>cassagnau</i> Rusek, 1973		+	
Anurida <i>carpatica</i> Babenko, 1998	+		
<i>Anurida tullbergi</i> Schött, 1891		+	+
<i>Anurida ellipsoides</i> Stach, 1949	+	+	
Neanura <i>minuta</i> Gisin, 1963	+		
<i>Neanura muscorum</i> (Templeton, 1835)	+	+	+
Deutonura <i>albella</i> (Stach, 1920)	+	+	
<i>Deutonura stachi</i> Gisin, 1952	+		
Endonura <i>incolorata</i> Stach, 1951	+		
Thaumanura <i>carolii</i> (Stach, 1920)	+		
ONYCHIURIDAE Börner, 1909			
Kalaphorura <i>carpenteri</i> (Stach, 1919)	+		
<i>Kalaphorura paradoxa</i> (Schäffer, 1900)	+		
Heteraphorura <i>carpatica</i> (Stach, 1934)	+		+
Hymenaphorura <i>dentifera</i> (Stach, 1934)			+
Micraphorura <i>absoloni</i> (Börner, 1901)	+		
Protaphorura <i>armata</i> (Tullberg, 1869)	+	+	+
<i>Protaphorura saltuaria</i> Pomorski & Kaprus', 2007	+		
<i>Protaphorura aurantiaca</i> (Ridley, 1880)	+		
<i>Protaphorura campata</i> (Gisin, 1952)	+	+	
<i>Protaphorura cancellata</i> (Gisin, 1956)		+	
<i>Protaphorura pannonica</i> (Haybach, 1960)	+		+
<i>Protaphorura sakatoi</i> (Yosii, 1966)	+	+	
<i>Protaphorura subarmata</i> (Gisin, 1957)	+	+	+
Allonychiurus <i>volinensis</i> (Szeptycki, 1964)	+		
Spinonychiurus <i>epaphius</i> Kaprus' et Tsalan, 2009	+	+	
Onychiuroides <i>igori</i> Pomorski, 2006	+		
<i>Onychiuroides bureschi</i> (Handschin, 1928)	+		
<i>Onychiuroides pseudogranulosus</i> (Gisin, 1951)	+		
Deuteraphorura <i>silesiaca</i> (Dunger, 1977)	+		+
<i>Deuteraphorura frassassii</i> Fanciulli, 1999	+		+
<i>Deuteraphorura silvaria</i> (Gisin, 1952)			+
Orthonychiurus <i>rectopapillatus</i> (Stach, 1933)	+		+
<i>Orthonychiurus stachianus</i> (Bagnall, 1939)			+
Thalassaphorura <i>encarpata</i> (Denis, 1931)			+
Agraphorura cf. <i>naglitshi</i> (Gisin, 1960)			+
TULLBERGIIDAE Bagnall, 1935			
Doutnacia <i>xerophila</i> Rusek, 1974	+	+	+
Mesaphorura <i>critica</i> Ellis, 1976	+	+	+
<i>Mesaphorura florae</i> Simon et al., 1994	+	+	+
<i>Mesaphorura hyliphila</i> Rusek, 1971	+	+	+
<i>Mesaphorura macrochaeta</i> Rusek, 1976	+	+	+
<i>Mesaphorura rudolfi</i> Rusek, 1987	+	+	
<i>Mesaphorura simoni</i> Jordana et Arbea, 1994	+		+

Прожовж. додатку В

<i>Mesaphorura sylvatica</i> Rusek, 1971	+		+
<i>Mesaphorura yosii</i> (Rusek, 1967)	+	+	
<i>Mesaphorura tenuisensillata</i> Rusek, 1974	+		
<i>Metaphorura affinis</i> (Börner, 1902)	+	+	
<i>Stenaphorura quadrispina</i> (Börner, 1901)	+	+	+
<i>Stenaphorura denisi</i> (Bagnall, 1935)			+
<i>Stenaphorura lubbocki</i> (Bagnall, 1935)		+	
<i>Paratullbergia callipygos</i> (Börner, 1902)		+	
<i>Paratullbergia macdougalli</i> Bagnall, 1936			+
<i>Jevania weineriae</i> Rusek, 1978		+	
<i>Neonaphorura zacarpatica</i> Kaprus' et Goblyk, 2015		+	+
ISOTOMIDAE Schäffer, 1896			
<i>Tetracanthella pericarpatica</i> Kaprus' et Tsalan, 2009	+	+	
<i>Anurophorus cuspidatus</i> Stach, 1920	+		
<i>Pachyotoma crassicauda</i> (Tullberg, 1871)		+	
<i>Paranurophorus simplex</i> Denis, 1929			+
<i>Folsomides parvulus</i> Stach, 1922	+		+
<i>Folsomides marchicus</i> (Frenzel, 1941)		+	
<i>Isotomodes productus</i> (Axelson, 1906)		+	+
<i>Subisotoma pusilla</i> (Schäffer, 1900)	+		
<i>Subisotoma pomorskii</i> Potapov et al., 2009	+		
<i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg, 1871)	+	+	
<i>Folsomia candida</i> Willem, 1902	+	+	+
<i>Folsomia fimetaria</i> (Linnaeus, 1758)	+		
<i>Folsomia manolachei</i> Bagnal, 1939	+	+	+
<i>Folsomia penicula</i> Bagnal, 1939	+	+	+
<i>Folsomia similis</i> Bagnall, 1939	+		+
<i>Proisotoma minima</i> Absolon, 1901	+	+	+
<i>Proisotoma minuta</i> (Tullberg, 1871)	+	+	+
<i>Proisotomodes bipunctatus</i> (Axelson, 1903)		+	+
<i>Hemisotoma orientalis</i> (Stach, 1947)	+	+	+
<i>Hemisotoma thermophila</i> (Axelson, 1900)		+	+
<i>Isotomiella minor</i> (Schäffer, 1895)	+	+	+
<i>Vertagopus cinereus</i> Nicolet, 1941	+		
<i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer, 1896)	+	+	+
<i>Desoria propinqua</i> (Axelson, 1902)	+	+	+
<i>Desoria tigrina</i> Nicolet, 1842	+	+	+
<i>Desoria intermedia</i> Schött, 1902			+
<i>Desoria fennica</i> (Reuter, 1895)	+	+	+
<i>Desoria violacea</i> (Tullberg, 1876)	+	+	+
<i>Desoria trispinata</i> (Mac Gillivray, 1896)		+	+
<i>Isotoma anglicana</i> Lubbock, 1873	+	+	+
<i>Isotoma viridis</i> Bourlet, 1895	+	+	+
<i>Isotoma riparia</i> (Nicolet, 1842)	+		
<i>Isotomurus palustris</i> Müller, 1776	+	+	
<i>Isotomurus stuxbergi</i> (Tullberg, 1876)			+
<i>Isotomurus stepposus</i> Potapov et Starostenko, 2002	+	+	
ONCOPODURIDAE Carl et Lebedinsky, 1905			
<i>Oncopodura crassicornis</i> Schoebotham, 1911	+		

Прожовж. додатку В

TOMOCERIDAE Schäffer, 1896			
<i>Tomocerina minuta</i> (Tullberg, 1876)	+	+	+
<i>Tomocerus vulgaris</i> (Tullberg, 1871)	+	+	+
<i>Tomocerus minor</i> (Lubbock, 1862)	+	+	
<i>Plutomurus carpaticus</i> Rusek & Weiner, 1978	+		
<i>Pogonognathellus flavescens</i> (Tullberg, 1871)	+	+	+
ENTOMOBRYIDAE Schött, 1891			
<i>Orchesella cincta</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+
<i>Orchesella flavescens</i> (Bourlet, 1839)	+	+	
<i>Orchesella pseudobifasciata</i> Stach, 1960	+	+	+
<i>Orchesella bifasciata</i> Nicolet, 1842	+		
<i>Orchesella multifasciata</i> Scherbakow, 1898		+	+
<i>Orchesella orientalis</i> Stach, 1960	+	+	
<i>Orchesella spectabilis</i> Tullberg, 1871		+	+
<i>Heteromurus nitidus</i> (Templeton, 1835)	+		+
<i>Heteromurus major</i> (Moniez, 1889)		+	
<i>Entomobrya bimaculata</i> Stach, 1963		+	
<i>Entomobrya puncteola</i> Usel, 1891	+		+
<i>Entomobrya corticalis</i> (Nicolet, 1841)	+		
<i>Entomobrya handschini</i> Stach, 1922			+
<i>Entomobrya marginata</i> (Tullberg, 1871)	+	+	+
<i>Entomobrya multifasciata</i> (Tullberg, 1871)			+
<i>Entomobrya muscorum</i> (Nicolet, 1841)	+		
<i>Willowsia nigromaculata</i> (Lubbock, 1873)	+	+	
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i> Tullberg, 1871	+	+	+
<i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius, 1775)	+	+	+
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i> (Gmelin, 1788)	+	+	+
<i>Lepidocyrtus nigrescens</i> Szeptycki, 1967		+	
<i>Lepidocyrtus paradoxus</i> Usel, 1890		+	
<i>Lepidocyrtus ruber</i> Schött, 1902	+	+	+
<i>Lepidocyrtus violaceus</i> (Geoffroy, 1762)	+	+	+
<i>Pseudosinella alba</i> (Packard, 1873)	+	+	+
<i>Pseudosinella horaki</i> Rusek, 1985	+	+	+
<i>Pseudosinella moldavica</i> Gama, Busmachiu, 2002		+	
<i>Pseudosinella noseki</i> Rusek, 1985	+	+	
<i>Pseudosinella octopunctata</i> Börner, 1901		+	+
<i>Sinella coeca</i> (Schott, 1896)			+
PARONELLIIDAE Börner, 1913			
<i>Cyphoderus albinus</i> Nicolet, 1842	+	+	+
NEELIDAE Folsom, 1896			
<i>Megalothorax minimus</i> Willem, 1900	+	+	+
SMINTHURIDIDAE Börner, 1906			
<i>Sminthurides parvulus</i> (Krausbauer, 1898)	+	+	
<i>Sminthurides malmgreni</i> (Tullberg, 1876)	+	+	
<i>Sminthurides schoetti</i> (Axelson, 1903)		+	
<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer, 1898)	+	+	+
<i>Stenacidia violacea</i> (Reuter, 1881)			+

Прожовж. додатку В

KATIANNIDAE Börner, 1913			
<i>Sminthurinus aureus</i> (Lubbock, 1862)	+	+	+
<i>Sminthurinus elegans</i> (Fitch, 1863)	+	+	+
<i>Sminthurinus gisini</i> Gama, 1965	+	+	
ARRHOPALITIDAE Richards, 1968			
<i>Arrhopalites caecus</i> (Tullberg, 1871)	+		+
<i>Pygmarrhopalites secundarius</i> (Gisin, 1958)	+		
<i>Pygmarrhopalites terricola</i> (Gisin, 1958)	+	+	
<i>Pygmarrhopalites sericus</i> (Gisin, 1947)	+		
DICYRTOMIDAE Börner, 1906			
<i>Ptenothrix setosa</i> (Krausbauer, 1898)	+	+	
<i>Ptenothrix atra</i> (Linnaeus, 1758)	+		
<i>Dicyrtoma fusca</i> (Lubbock, 1873)	+		+
<i>Dicyrtomina minuta</i> (Fabricius, 1783)	+		
<i>Dicyrtomina ornata</i> (Nicolet, 1842)	+		
SMINTHURIDAE Lubbock, 1862			
<i>Allacma fusca</i> (Linnaeus, 1758)	+		
<i>Caprainea marginata</i> (Schött, 1893)	+	+	+
<i>Lipothrix lubbocki</i> (Tullberg, 1872)	+		
<i>Sminthurus maculatus</i> Tömösvary, 1883.	+		
<i>Sminthurus multipunctatus</i> Schäffer, 1896		+	+
<i>Sminthurus viridis</i> (Linnaeus, 1758)			+
<i>Spatulosminthurus flaviceps</i> Tullberg, 1871	+	+	
BOURLETIELLIDAE Börner, 1912			
<i>Bourletiella arvalis</i> (Fitch, 1863)		+	
<i>Bourletiella hortensis</i> (Fitch, 1863)			+
<i>Deuterosminthurus bicinctus</i> (Koch, 1840)	+		+
<i>Deuterosminthurus pallipes</i> (Bourlet, 1842)	+	+	
<i>Heterosminthurus</i> sp.		+	
Всього видів	144	107	96

Додаток Г

**Значення індексу відносної біотопної приуроченості Песенка (F_{ij}) для
угруповань колембол урбанізованих біотопів Закарпаття**

Вид	Біотопи						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
<i>I</i>	2	3	4	5	6	7	8
<i>Hypogastrura viatica</i>	-1	-1	-1	1	-1	-1	-1
<i>Hypogastrura vernalis</i>	-1	-1	0,55	0,82	-1	-1	-1
<i>Ceratophysella denticulata</i>	1	-1	-1	-1	-1	-1	-1
<i>Willemia scandinavica</i>	-1	0,33	0,89	-1	-1	-1	-1
<i>Choreutinula inermis</i>	0,98	-1	-1	-1	-1	-1	-0,6
<i>Brachystomella parvula</i>	-1	-1	-1	-1	0,9	-1	0,32
<i>Friesea truncata</i>	0,99	-1	-1	-1	-1	-1	-0,6
<i>Pseudachorutes parvulus</i>	1	-1	-1	-1	-1	-1	-1
<i>Anurida tullbergi</i>	-1	-1	-1	-1	-1	-1	1
<i>Neanura muscorum</i>	-1	-1	-1	-1	-1	-1	1
<i>Protaphorura armata</i>	0,93	-1	-1	-1	-1	0,12	-1
<i>Protaphorura pannonica</i>	1	-1	-1	-1	-1	-1	-1
<i>Protaphorura subarmata</i>	-1	0,84	-1	0,51	-1	-1	-1
<i>Thalassaphorura encarpata</i>	-1	-1	-1	-1	-1	-1	1
<i>Orthonychiurus stachianus</i>	-1	1	-1	-1	-1	-1	-1
<i>Deutheraphorura frassassii</i>	-1	-1	-1	-1	-1	-1	1
<i>Agraphorura naglitshi</i>	-1	-1	-1	-1	-1	-1	1
<i>Mesaphorura critica</i>	-1	-1	0,77	0,65	-1	-1	-1
<i>Mesaphorura simoni</i>	-1	-1	-1	-1	-1	-1	1
<i>Mesaphorura hylophila</i>	-0,1	0,3	0,24	-1	-1	0,64	-1
<i>Mesaphorura floriae</i>	-1	0,15	-0	-1	0,31	0,65	-1
<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	0,44	0,3	-1	0,68	-1	-1	-1
<i>Mesaphorura sylvatica</i>	-0,1	-1	-0,2	-1	0,3	0,75	-1
<i>Doutnacia xerophila</i>	0,92	0,2	-1	-1	-1	-1	-1
<i>Stenaphorura denisi</i>	-1	-1	-1	-1	-1	1	-1
<i>Stenaphorura quadrispina</i>	-1	-1	1	-1	-1	-1	-1
<i>Neonaphorura zakarpatica</i>	-1	1	-1	-1	-1	-1	-1
<i>Paratullbergia macdougalli</i>	-1	-1	-1	-1	-1	1	-1
<i>Folsomides parvulus</i>	-1	-1	1	-1	-1	-1	-1
<i>Isotomodes productus</i>	-1	-1	-1	-1	1	-1	-1
<i>Folsomia candida</i>	-1	-1	0,45	-1	-1	0,21	0,71
<i>Folsomia manolachei</i>	0,66	0,65	-0,1	-1	-1	-1	-1
<i>Folsomia penicula</i>	0,66	0,76	-1	-1	-1	-1	-1

Продовж. додатку Г

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>
<i>Folsomia similis</i>	-1	-1	-1	-1	1	-1	-1
<i>Parisotoma notabilis</i>	-0,1	-0,06	0,1	0,22	-1	-0,1	0,38
<i>Proisotoma minuta</i>	-1	-1	-1	-1	-1	-1	1
<i>Isotomiella minor</i>	0,5	0,73	0,02	-1	-1	-1	-1
<i>Isotoma anglicana</i>	-1	-1	-1	-1	-1	0,98	-0,5
<i>Hemisotoma orientalis</i>	1	-1	-1	-1	-1	-1	-1
<i>Hemisotoma termophila</i>	-1	-1	-1	-1	1	-1	-1
<i>Desoria intermedia</i>	-1	1	-1	-1	-1	-1	-1
<i>Desoria fennica</i>	-1	-1	-0,9	-1	-1	1	-1
<i>Desoria violacea</i>	-1	-1	-1	-1	-1	1	-1
<i>Entomobrya puncteola</i>	1	-1	-1	-1	-1	-1	-1
<i>Entomobrya multifasciata</i>	-1	-1	-1	1	-1	-1	-1
<i>Entomobrya marginata</i>	-1	-1	0,36	0,89	-1	-1	-1
<i>Orchesella cincta</i>	-0,4	0,44	-1	0,56	-1	-1	0,35
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i>	-1	0,1	-1	0,67	-1	-1	0,58
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	0,16	0,31	0,44	-0,2	-1	0,13	-1
<i>Lepidocyrtus violaceus</i>	-1	-1	0,4	-1	0,46	0,61	-1
<i>Lepidocyrtus ruber</i>	-1	-1	-1	-1	1	-1	-1
<i>Pseudosinella alba</i>	0,02	-0,84	0,46	-1	-1	0,68	-0,4
<i>Pseudosinella horaki</i>	0,52	0,64	0,24	-1	-1	-1	-0,9
<i>Cyphoderus albinus</i>	-1	-1	-1	-1	-1	0,86	0,47
<i>Tomocerina minuta</i>	0,61	0,57	0,24	-1	-1	-1	-1
<i>Pogonognathellus flavescens</i>	0,33	0,89	-1	-1	-1	-1	-1
<i>Megalothorax minimus</i>	-0,1	-0,43	-0,6	-1	-1	0,89	-0,9
<i>Arrhopalites caecus</i>	-1	-1	1	-1	-1	-1	-1
<i>Heteromurus nitidus</i>	-1	0,26	0,91	-1	-1	-1	-1
<i>Sminthurinus aureus</i>	0,15	-1	0,78	-1	-1	0,04	-0,3
<i>Sminthurinus elegans</i>	-0,9	-0,64	-0,3	0,32	0,76	-1	-0,4
<i>Sphaeridia pumilis</i>	-0,9	-0,96	-0,3	-1	0,87	-0,3	-0,1
<i>Stenacidia violacea</i>	-1	-1	-1	-1	1	-1	-1
<i>Caprainea marginata</i>	-1	-1	-1	-1	-1	-1	1
<i>Dicyrtoma fusca</i>	-1	-1	-1	-1	-1	-1	1

Примітка. Біотопи: I – контрольний грабово-дубовий ліс (околиці м. Ужгород), II – Боздоський парк у межах м. Ужгород, III – сквер «Петефі» (м. Ужгород), IV – газон на проспекті Свободи (м. Ужгород), V – газон на набережній р. Уж (м. Ужгород), VI – виноградник (околиці м. Ужгород), VII – парк культури ім. Ж. Перені (м. Виноградів).