

УДК 591.9: 577.4

Шрубович Ю.Ю.¹, Стержинська М.²

АДАПТИВНІ РЕАКЦІЇ PROTURA НА АНТРОПОГЕННІ ПОРУШЕННЯ ЗАПЛАВНИХ ЛІСІВ ЗАКАРПАТТЯ

Протягом 2007 року були вивчені угруповання *Protura* в заплавах дубових лісах Закарпатської низовини. Фауна протур досліджених біотопів представлена вісьмома видами, серед яких найбільш адаптованим до умов періодичного затоплення виявився східнокарпатський ендемік *Eosentomon carpathicum*. Основна мета дослідження полягала в оцінці реакції *Protura* на комплексний фактор антропогенних змін середовища в заплавах лісах (гідромеліорація і вирубування лісу). На прикладі модельного виду *E. carpathicum* продемонстровані зміни в сезонній динаміці щільності населення, віковій та статевій структурі популяції *Protura* як відповідна реакція на вибіркоче або повне вирубування лісу, а також на відновлювальне лісонасадження.

Ключові слова: *Eosentomon carpathicum*, антропогенні порушення, Закарпатська низовина.

Дослідження реакцій ґрунтової фауни на антропогенні порушення екосистем мають довготривалу історію в екології. *Protura*, хоча і є найбільш чисельним таксоном ґрунтових членистоногих після *Acari* та *Collembola* у багатьох екосистемах, дуже рідко використовувався в екологічних дослідженнях і практично не використовувався як модельна група для оцінки порушень, викликаних природними або антропогенними чинниками [6]. *Protura* найчастіше трапляються у ризосфері дерев і частково пов'язані з ектотрофною мікоризою та фізичним станом деревостану [5]. Разом з тим, ці тварини демонструють відмінності у вертикальному розподілі у глибину ґрунту [5] і, згідно літературних даних [1], можна розглядати принаймні три типи стратегій виживання у різних родів *Protura*. Серед представників родини *Eosentomidae* виявлено види, які зимують на стадії яйця. Їхні личинки трапляються протягом усього року в ґрунті і відбувається розвиток двох поколінь двічі на рік: навесні і восени [1]. Такий тип відтворення циклу з зимуючих на стадії яйця видів вважається повенестійким [11]. Тому доцільним було припустити, що *Protura* здатні виживати за умов періодичного затоплення біотопів і за умов антропогенних змін, а також виявити найбільш толерантні види до цих факторів.

Основна мета цієї роботи полягала в дослідженні реакції *Protura* (на прикладі модельного виду) на комплексний фактор антропогенних змін в заплавах лісах, що були спричинені гідромеліорацією і вирубуванням лісу.

Матеріал і методика досліджень

Дослідження проводили в заплаві ріки Латориця у екосистемі дубового лісу (*Quercus robur*) на території Закарпатської низовини (Великодобронське лісництво) у 2007 році. Для дослідження були обрані дві групи заплавної дубових лісів: лісові біотопи у режимі періодичного затоплення та гідромеліоровані біотопи, що ізольовані від річки дамбою. В кожній групі дослідженнями були охоплені по чотири біотопи з різним ступенем антропогенних змін, спричинених вирубуванням лісу: 120-річні дубові ліси без вирубування (біотопи № 1 і 5), дубові ліси з вибіркочим

вирубуванням деревостану (біотопи № 2 і 6), ділянки після повного вирубування лісу (біотопи № 3 і 7) і 8-річні відновні насадження дуба (біотопи № 4 і 8). Детальніша інформація про досліджені біотопи наведена у праці М. Стержинської та ін. [6]. У різні сезони (весна, літо, осінь) було відібрано по 20 ґрунтових проб об'ємом 250 см³ (5×5×10 см) за допомогою біоценометра. Екстракцію протур проводили на термофотоеклекторах. Видову та родову належність особин визначали за допомогою загальноживаних визначників [4, 7–10].

Результати досліджень

У результаті дослідження Protura в природних та антропогенно трансформованих заплавах дубових лісах Закарпаття виявлено сім видів, які належать до трьох родів і трьох родин Protentomidae, Acerentomidae та Eosentomidae (табл. 1). Усі зареєстровані види Protura преферують гідромеліоровані ділянки заплави і уникають надмірно зволжених біотопів. У той же час, угруповання Protura гідромеліорованої частини заплави Латориці є найрізноманітніші і найчисленніші лише за умов вибіркового або повного вирубування лісу. В досліджених угрупованнях домінують за кількістю видів і за чисельністю види роду *Eosentomon*, серед яких східнокарпатський ендемічний вид *Eosentomon carpaticum* Szeptycki, 1985 формує чисельні популяції у всі сезони року і є домінантом у всіх угрупованнях. Його відносна чисельність змінюється в межах від 30 до 100% від загальної чисельності угруповання Protura. Таким чином, саме цей вид демонструє найкращу адаптаційну здатність до переживання несприятливих для ґрунтових сапробіонтів умов затоплення, і тому він може бути обраний як модельний для цього дослідження.

Таблиця 1

Щільність населення Protura у досліджених заплавах дубових лісах Закарпаття (у особинах/ м²)

Види Protura	Гідромеліоровані дубові біотопи				Затоплювані дубові біотопи			
	№1	№2	№3	№4	№5	№6	№7	№8
<i>Proturentomon noseki</i> Rusek, 1975	-	8	-	-	-	-	-	-
<i>Acerentulus xerophilus</i> Szeptycki, 1979	-	16	-	-	-	-	-	-
<i>Eosentomon carpaticum</i> Szeptycki, 1985	610	72	1120	247	-	-	-	-
<i>Eosentomon pinetorum</i> Szeptycki, 1984	-	64	51	-	-	-	-	-
<i>Eosentomon semiarmatum</i> Denis, 1927	-	16	100	-	-	-	-	-
<i>Eosentomon stachi</i> Rusek, 1966	-	-	14	-	-	-	-	-
<i>Eosentomon transitorium</i> Berlese, 1908	-	-	65	-	-	-	-	-
<i>Eosentomon</i> cf. <i>pinetorum</i>	-	36	-	-	-	-	-	-
Σ	610	212	1350	247	-	-	-	-

Примітка. Нумерація біотопів подана у розділі "Методика".

Eosentomon carpaticum є численним і єдиним видом, який зареєстрований у гідромеліорованому дубовому лісі без вирубування. За умов вибіркового вирубування щільність населення протур зменшується втричі порівняно з контролем, тоді як чисельність *E. carpaticum* зменшується практично в 9 разів, оскільки у середовище починають активно проникати і розмножуватися інші види протур. Натомість, повне вирубування лісу на гідромеліорованих ділянках заплавлених дубових біотопів призводить до зростання вдвічі чисельності як модельного виду так і цілого угруповання протур відносно контролю без вирубування, хоча угруповання протур залишається надалі багатовидовим. За умов лісовідновної практики угруповання протур стає моновидовим, як і в дубовому лісі без вирубування, але чисельність *E. carpaticum* є втричі меншою відносно контролю.

Сезонна динаміка щільності населення, вікова та статева структура популяцій *E. carpaticum* відмінна в біотопах з різним режимом антропогенного навантаження, що може бути обумовлено зміною стратегії виживання модельного виду Protura у стресових умовах. Щільність населення *E. carpaticum* максимальна у весняний період і мінімальна у осінній період практично у всіх досліджених гідромеліорованих екосистемах, за винятком екосистеми з відновним дубовим лісонасадженням, де сезонна динаміка модельного виду демонструє протилежну тенденцію з піком чисельності восени (рис. 1).

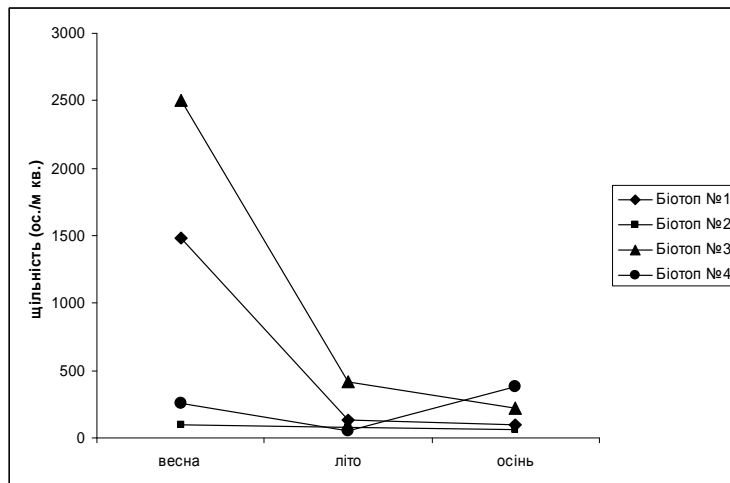


Рис. 1. Сезонна динаміка щільності населення *Eosentomon carpaticum* у заплавлених екосистемах дубових лісів Закарпаття (у особинах/ м²). Нумерація біотопів подана у розділі "Матеріал і методика досліджень".

Найвище значення чисельності популяцій *E. carpaticum* зафіксовано в біотопі після суцільного вирубування деревостану (2500 особин/м²) у весняний період, а найменше – у біотопі з вибіркового вирубуванням у осінній період (60 особин/м²). Сезонна динаміка модельного виду з високою чисельністю особин у весняний період і різким падінням (до десяти разів) у літній та осінній періоди найбільш подібна в популяціях у контролі без вирубування та у максимально зміненому біотопі після

повного вирубування лісу. Натомість, у біотопах з частковим вирубуванням лісу і при відновному лісонасадженні популяції *E. carpaticum* демонструють низьку чисельність у всі сезони року і невеликі зміни у сезонній динаміці популяції. Отже, модельний вид здатний швидко змінювати свою стратегію виживання на рівні популяцій у відповідь на стресові умови, пов'язані з антропогенним навантаженням на екосистему і швидко повертатися до природного характеру сезонної динаміки чисельності популяцій.

Факт високої лабільності модельного виду підтверджується і аналізом вікової структури популяцій у біотопах з різним ступенем антропогенного навантаження. У популяції *E. carpaticum* в контрольному лісі без вирубування (біотоп № 1) відмічено домінування дорослих особин і втричі менша чисельність ювенільних стадій (рис. 2), що характерно для стабільних популяцій. Натомість, частка ювенільних особин різко зростає більше, ніж втричі, за умов незначного антропогенного порушення середовища, пов'язаного з вибірковим вирубуванням лісу (біотоп № 2).

Характеристика популяції у цьому біотопі змінюється зі стабільної на зростаючу, що можна розглядати як механізм підтримки виживання і росту популяції модельного виду *Protura*. За умов повного вирубування лісу (біотоп № 3) популяція стабілізується, але частка статеві незрілих особин залишається достатньо високою, що свідчить про швидке розмноження і відновлення чисельності популяції. За умов відновного лісонасадження (біотоп № 4) вікова структура популяції найбільш наближена до контролю у заплавному лісі без вирубування, хоча частка ювенільних форм залишається дещо більшою для забезпечення швидкого відновлення популяції.

Аналіз статеві структури популяцій модельного виду виявив переважання самок над самцями у всіх досліджених біотопах (рис. 2). Це є характерна риса для популяцій тварин, схильних до партеногенезу. За умов несприятливої екологічної ситуації в популяціях можуть залишитися лише самки. У цьому дослідженні встановлено, що сильний антропогенний стрес, спричинений повним вирубуванням лісу (біотоп № 3), викликав лише зменшення частки самок у популяції і, тим самим, зростання ролі самців у відтворенні більш гетерогенної генетично популяції як один з механізмів виживання за стресових умов.

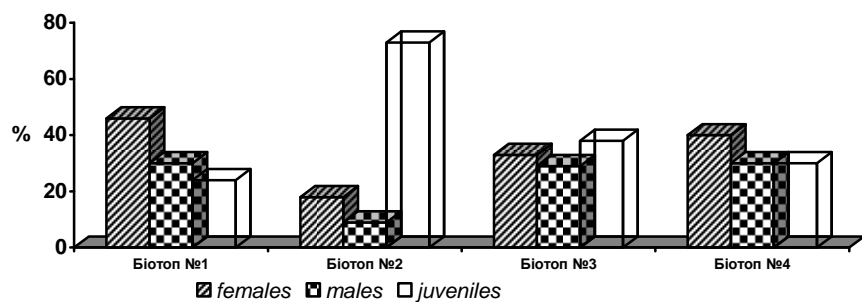


Рис. 2. Статеві і вікова структура популяцій *Eosentomon carpaticum* у заплавних екосистемах дубових лісів Закарпаття (у % від загальної чисельності в угрупованні). Нумерація біотопів подана у розділі "Матеріал і методика досліджень".

Висновки

Проведене дослідження підтверджує гіпотезу, що група Protura не є толерантними ґрунтовими тваринами до умов затоплення [12], оскільки присутність протур зареєстрована лише у гідромеліорованих біотопах заплавних лісів і їхня чисельність та видове різноманіття максимальні у найсухішому біотопі після повного вирубування лісу. Причини більш широкого характеру розподілу карпатського ендемічного виду *E. carpaticum* у досліджених біотопах невідомі, але можна висунути кілька гіпотез. Характер розподілу Protura в заплавних лісових біотопах може залежати від наявності захищених мікрооселищ або адаптації стратегії виживання протур до заболочування біотопу. Картина розподілу Protura, як і інших ґрунтових мікроартропод з обмеженим річучими здібностями, залежить від системи макропор у ґрунті [2]. Гідромеліоративна практика сприяє збільшенню вмісту піщаних частинок в алювіальних відкладеннях під дубовими лісами у меліорованій частині заплави, що призводить до вищої макропористості і, відповідно, до нижчої ємності біотопу для зберігання води. Швидке осушення алювіальних відкладів під дубовими біотопами за умов гідромеліорації (у цьому дослідженні, за умов повного вирубування лісу) сприяє появі захищених мікрооселищ в макропорах ґрунту або в ризосфері навколо коренів, що дозволяє пережити період повеней.

Ю. Ротенбюхер і М. Шефер [3] вказали на дві найбільш поширених стратегії адаптацій наземних членистоногих до переживання несприятливих умов у режимі періодичного затоплення: міграційна активність до і після періоду повені, а також фізіологічна толерантність до умов затоплення. У цьому дослідженні не встановлена поява виду *E. carpaticum* на затоплюваній частині заплави у біотопах дубових лісів. З одного боку, можна припустити низьку ймовірність міграційної стратегії і можливостей нової колонізації заплави видом *E. carpaticum* після того, як відступає вода. Але з іншого боку, існування численних популяцій в заплавних гідромеліорованих біотопах, які теж зазнають короточасних затоплень, може вказувати на фізіологічну "схильність" виду *E. carpaticum* вижити за умов періодичного затоплення. Це підтверджує повенестійкий тип відтворення циклу із стадії зимуючих яєць у *Eosentomon carpaticum*, оскільки популяції демонструють два піки зростання чисельності: весняний і зимовий, а висока лабільність вікової та статеві структури за умов антропогенної зміни середовища забезпечує високі темпи відтворення популяцій. Така здатність популяцій до саморегуляції забезпечує виду виживання і швидке відновлення чисельності за умов періодичного затоплення та антропогенних навантажень на екосистеми, спричинених лісогосподарськими заходами.

1. Imadate G. Habitat segregation between proturan species / G. Imadate // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. – 1974. – № 11. – P. 287-303.
2. Kanal A. Effects of fertilisation and edaphic properties on soil-associated Collembola in crop rotation / A. Kanal // Agronomy Research. – 2004. – № 2. – P. 153-168.
3. Rothenbücher J., Schaefer M. Submersion tolerance in floodplain arthropod communities / J. Rothenbücher, M. Schaefer // Basic and Applied Ecology. – 2006. – № 7. – P. 398-408.
4. Rusek J. Zur Taxonomie und Synökologie der Gattung *Proturentomon* SILVESTRI (Protura) / J. Rusek // Věstník československé Společnosti zoologické. – 1975. – № 39. – S. 279-292.
5. Stumpp J. Zur Ökologie einheimischer Proturen (Arthropoda: Insecta) in Fichtenforsten / J. Stumpp // Zoologische Beiträge. – 1990. – № 33. – S. 335-432.

6. Sterzynska M., Orlov O., Shrubovych J. Effect of hydrologic disturbance regimes on Protura variability in a river floodplain / M. Sterzynska, O. Orlov, J. Shrubovych // *Annales Zoologici Fennici*. – 2012. – 49 (5-6). – S. 309-320.
7. Szeptycki A. Polish Protura. II. *Eosentomon delicatum* Gisin, 1945 and related species / A. Szeptycki // *Polskie Pismo entomologiczne*. – 1985. – № 55. – S. 139-186.
8. Szeptycki A. Polish Protura. IV. *Eosentomon "transitorium"* group. species / A. Szeptycki // *Polskie Pismo entomologiczne*. – 1986. – № 56. – S. 481-530.
9. Szeptycki A. Polish Protura V. Genus *Acerentulus* BERLESE, 1908 (Acerentomidae) species / A. Szeptycki // *Acta zoologica cracoviensia*. – 1991. – № 34. – S. 1-64.
10. Szeptycki A. Catalogue of the world Protura species / A. Szeptycki // *Acta zoologica cracoviensia*. – 2007. – № 50. – S. 1-210.
11. Tamm J. Temperature-controlled under-water egg dormancy and postflood chatching in *Isotoma viridis* (Collembola) as forms of adaptation to annual long-term flooding / J. Tamm // *Oecologia*. – 1986. – № 68. – P. 241-245.
12. Walker G.L., Rust R.W. Seasonal distribution of Protura in three Delaware forests / G.L.Walker, R.W. Rust // *Entomological News*. – 1975. – № 86. – P. 187-198.

¹ Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів;
 Інститут систематики і еволюції тварин ПАН, м. Краків
 e-mail: shrubovych@gmail.com

² Музей і Інститут зоології ПАН, м. Варшава
 e-mail: majka@miiz.waw.pl

Шрубович Ю.Е., Стержинская М.

Адаптивные реакции Protura на антропогенные нарушения пойменных лесов Закарпатья

На протяжении 2007 года были изучены группировки Protura в пойменных дубовых лесах Закарпатской низменности. Фауна протур исследованных биотопов представлена восемью видами, среди которых наиболее адаптированным к условиям периодического затопления оказался восточнокарпатский эндемик *Eosentomon carpathicum*. Основная цель исследования заключалась в оценке реакции Protura на комплексный фактор антропогенных изменений среды в пойменных лесах (гидромелиорация и рубки леса). На примере модельного вида *E. carpathicum* продемонстрированы изменения в сезонной динамике плотности населения, возрастной и половой структуре популяций Protura как ответная реакция на выборочную или полную рубку леса, а также на восстановительное лесонасаждение.

Ключевые слова: *Eosentomon carpathicum*, антропогенные нарушения, Закарпатская низменность.

Shrubovych J., Sterzyńska M.

Adaptive responses of Protura to anthropogenic disturbances of floodplain forests in the Transcarpathian Lowland

Protura assemblages were investigated in the riparian oak forests in the Transcarpathian Lowland in 2007 year. Protura in forest biotopes investigated has been represented by eight species, among which the East Carpathian endemic *Eosentomon carpathicum* was the most adapted to the conditions of periodical inundation. The main objective of the study was to assess the response of *E. carpathicum* population, the most common species within Protura assemblages in riparian oak forests to anthropogenic disturbances (drainage and forest management). Our results showed the changes in seasonal dynamics of population density, age class structure and demography structure (age and sex) to anthropogenic disturbances.

Key words: *Eosentomon carpathicum*, anthropogenic disturbance, Transcarpathian Lowland.