



УДК 595.132: 591.55

АНТРОПОГЕННА ТРАНСФОРМАЦІЯ УГРУПОВАНЬ ҐРУНТОВИХ БЕЗХРЕБЕТНИХ У ПОХІДНИХ ЕКОСИСТЕМАХ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

М. П. Козловський

*Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна
e-mail: myk234@ukr.net*

Наведені результати досліджень антропогенної трансформації угруповань ґрунтових безхребетних у похідних екосистемах Українських Карпат. Показано, що спільною ознакою для первинних екосистем є частка використання енергії трофічними групами ґрунтових тварин. Наголошено, що ґрунтові нематоди є зручною модельною групою, яка індикує загальні зміни угруповання ґрунтових безхребетних. Зроблено припущення, що ґрунтові фітофаги можуть бути однією з причин всихання смереки у похідних лісах Карпат.

Ключові слова: ґрунтові безхребетні, ґрунтові нематоди, енергія, всихання смереки.

ВСТУП

Найхарактернішими напрямками дигресії корінного біогеоценотичного покриву Українських Карпат є вирубування лісів на значних територіях (загалом лісистість зменшилася на 45%); зміна видового складу лісових екосистем унаслідок створення лісових насаджень; великомасштабне культивування смереки на місці мішаних і чистих лісів з бука та ялиці (площа букових лісів зменшилася на 40%, а ялицевих на 30%); сільськогосподарське використання гірських долин і низькогірної частини Карпат; урбанізація території та будівництво доріг, трубопроводів, туристичної інфраструктури. Окрім цього, опосередкований вплив на біогеоценотичний покрив гірських територій відбувається внаслідок забруднення [1]. Усе це зумовлює значні зміни біогеоценотичного покриву, а саме: зменшення потужності біогеогоризонту інтенсивної матеріально-енергетичної трансформації, а відтак зменшення продуктивності й запасів фітомаси; збіднення флористичного і фауністичного різноманіття; зниження стійкості екосистем, пошкодження рослин хворобами та шкідниками.

Порівняно з корінними біогеоценозами, в антропогенно змінених чи штучно сформованих лісових екосистемах, післялісових луках чи агроценозах відбуваються значні зміни консортивної структури ґрунтових безхребетних тварин, що призводить і до змін їхньої функціональної організації. Проте це питання мало досліджене як з боку збереження біорізноманіття ґрунтових тварин, так і з боку функціонування

похідних екосистем. У цій праці наведені узагальнені результати багаторічних досліджень групи з вивчення ґрунтових безхребетних тварин відділу екосистемології, які дозволяють оцінити не окремі розмірні чи систематичні групи тварин, а загальне угруповання ґрунтових безхребетних як цілісний компонент екосистеми.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Еталонною екосистемою для характеристики нематодних угруповань конкретних територій є корінний біогеоценоз як конкретна екосистема, просторові розміри котрої збігаються з межами ділянки земної поверхні з однорідними ґрунтово-гідрологічними і кліматичними умовами, вкритої спорідненим за генезисом, складом, структурою фітоценозом, екосистема, яка характеризується однотипними взаємовідношеннями між усіма живими компонентами та між ними й зовнішнім середовищем. При цьому слід мати на увазі, що в корінному типі біогеоценозу об'єднуються також значні площі похідних біогеоценозів, які виникли на їхньому місці внаслідок господарської діяльності [4]. Тому порівняльний аналіз змін угруповань ґрунтових безхребетних корінних і похідних екосистем необхідно проводити в межах типу біогеоценозу.

З екосистемологічної точки зору ґрунтові безхребетні впливають на два основні процеси в екосистемі: розклад мертвої органіки (безпосередньо чи опосередковано) та споживання первинної продукції (як облігатні чи факультативні фітофаги). Участь окремих таксономічних груп ґрунтових безхребетних (видове різноманіття, чисельність, біомаса, споживання енергії) у функціонуванні екосистем значною мірою залежить від стану рослинного угруповання [10].

Дослідження ґрунтових безхребетних, у тому числі й фітонематодних угруповань проводили за загальноприйнятими методиками [16]. Розрахунки величин потоків енергії через трофічні групи ґрунтових безхребетних проводили за методиками В. М. Большакова та ін. [2]. Поділ фітонематод на трофічні групи прийнятий за Г. Йтса зі співавторами [17].

Досліджували всіх ґрунтових безхребетних тварин із поділом на розмірні групи: мезофауна (клас *Oligochaeta*, ряд Дощові черви *Lumbricidae*; ряд Павуки *Aranei*, клас Павукоподібні *Arachnidae*; клас Ракоподібні: Мокриці *Oniscoidea*; клас Багатоніжки *Myriapoda*: Двопарноногі *Diplopoda*, Губоногі *Chylopoda*; клас Комахи *Insecta*: *Carabidae*, *Staphylinidae*, *Elateridae*, *Scarabaeidae*, *Curculionidae*, *Lepidoptera*, *Diptera*; тип Молюски *Mollusca*, клас Черевоногі *Gastropoda*), мікроартроподи (клас Комахи *Insecta* (*Colembola*); клас Павукоподібні *Arachnida* (*Oribatida*, *Mesostigmata*, *Scutacaridae*, *Pygmephoridae*), ґрунтові нематоди (всі таксони). Ґрунтові нематоди виділені в окрему групу, оскільки, на відміну від інших досліджуваних груп тварин, вони належать до водних організмів, а тому займають відмінну від інших екологічну нішу в ґрунтовому середовищі. В окремих розмірних групах встановлювали видове різноманіття, показники чисельності та маси, а також проводили розрахунок використання енергії окремими трофічними групами, у тому числі й нематод [10].

Видове різноманіття окремих розмірних і таксономічних груп ґрунтових безхребетних тварин в екосистемах отримано шляхом сумування виявлених там видів. Для порівняльної характеристики чисельності й біомаси ґрунтової мезофауни, мікроартропод і фітонематод використані максимальні їх показники під час вегетаційного періоду. Чисельність фітонематод наведена також за максимальними показниками у різні роки досліджень. Таке узагальнення якісних і кількісних характе-

ристик ґрунтових безхребетних тварин було необхідне для з'ясування загальних особливостей їхніх угруповань в окремих рослинних поясах. Детальні характеристики окремих груп, зокрема фітонематод, у межах конкретних типів біогеоценозу із урахуванням статистичних аспектів наведені в попередніх наших публікаціях [10].

Дослідження проводилися в умовно корінних і похідних (лісові монокультури, післялісові луки, пасовища, агроценози тощо) на їх місці екосистемах, рівнинних дубових, гірських букових, смерекових лісах, а також субальпійському та альпійському поясах рослинності північно-східного макросхилу Українських Карпат. Загалом досліджено понад 50 стаціонарних площ, детальні описи яких наведені у попередніх наших публікаціях [10].

Метою досліджень було: вивчити структурно-функціональну організацію угруповань ґрунтових безхребетних у корінних і похідних біогеоценозах Українських Карпат і прилеглих територій; з'ясувати основні тенденції змін консортивної структури безхребетних тварин у похідних екосистемах, порівняно з корінними; визначити вплив ґрунтових безхребетних тварин на процеси формування первинної продукції; виявити таксономічні групи тварин, придатні для індикаційної оцінки функціонування біогеоценозних екосистем і прогнозу їх розвитку; визначити принципові засади формування лісових насаджень, стійких до патогенного впливу безхребетних.

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ І ЇХНЄ ОБГОВОРЕННЯ

Найважливішим завданням було з'ясувати особливості й спільні закономірності організації ґрунтових безхребетних тварин у корінних екосистемах. За показником видового різноманіття корінні екосистеми значно відрізняються (табл. 1). Існує загальна закономірність: в екосистемах, які розташовані на нижчих гіпсометричних рівнях, видове різноманіття більше, ніж у тих, які розташовані на вищих рівнях.

Таблиця 1. Видове різноманіття угруповань ґрунтових безхребетних тварин в умовно корінних екосистемах за рослинними поясами

Table 1. Species diversity of soil invertebrates' communities in semi-natural ecosystems according to the vegetation zone

Група безхребетних тварин	Рослинний пояс			
	дубових лісів	букових лісів	смерекових лісів	субальпійський
	Кількість видів			
Мезофауна	148	60	21	12
Мікроартроподи	112	40	28	34
Фітонематоди	174	111	59	52
Разом	434	211	108	98

За показником чисельності у корінних екосистемах ґрунтові безхребетні тварини також значно різняться (табл. 2). Причому чисельність мезофауни й мікроартропод найбільша в дубових лісах, а в екосистемах, які розташовані на вищих гіпсометричних рівнях, вона менша.

У групі ґрунтових нематод такої закономірності не спостерігається, і найбільше заселення ними ґрунту відзначене у букових лісах. Чисельність різних розмірних

груп недоцільно сумувати, оскільки представників мезофауни обліковуємо особинами в перерахунку на м кв., а дрібних організмів сотнями тисяч чи навіть мільйонами, тому цей показник не є критерієм для характеристики загального угруповання ґрунтових безхребетних.

Більш універсальним є показник біомаси ґрунтових безхребетних тварин у корінних екосистемах, який дає змогу встановити загальну масу угруповання (табл. 3). При цьому зберігається чітка залежність: в умовно корінних екосистемах, які розташовані на вищих гіпсометричних рівнях, біомаса угруповання безхребетних ґрунту менша.

Таблиця 2. Чисельність угруповань ґрунтових безхребетних тварин в умовно корінних екосистемах за рослинними поясами

Table 2. Number of soil invertebrates' communities in semi-natural ecosystems according to the vegetation zones

Група безхребетних тварин	Рослинний пояс			
	дубових лісів	букових лісів	смерекових лісів	субальпійський
Чисельність (тис. особин/м кв.)				
Мезофауна	0,49	0,26	0,174	0,134
Мікроартроподи	90	54	46	16
Фітонематоди	1700–2600	2300–5400	1600–1700	1700–2000

Таблиця 3. Біомаса угруповань ґрунтових безхребетних тварин в умовно корінних екосистемах за рослинними поясами

Table 3. Biomass of soil invertebrates' communities in semi-natural ecosystems according to the vegetation zones

Група безхребетних тварин	Рослинний пояс			
	дубових лісів	букових лісів	смерекових лісів	субальпійський
Біомаса (г/м кв.)				
Мезофауна	60	24	17	8
Мікроартроподи	1,7	1,4	1,4	0,5
Фітонематоди	9,4	8,5	5,2	4,4
Разом	71,1	33,9	23,6	12,9

Загалом, первинні комплекси ґрунтових безхребетних, які розташовані в різних рослинних поясах, відрізняються між собою за видовим різноманіттям, чисельністю і біомасою. Причому первинні комплекси ґрунтових безхребетних умовно корінних екосистем, які розташовані на вищих гіпсометричних рівнях, мають, як правило, менше видове різноманіття, чисельність і біомасу порівняно з тими, що перебувають на нижчих рівнях.

Проведені розрахунки споживання енергії трофічними групами ґрунтових безхребетних в умовно корінних екосистемах показали, що їхні абсолютні показники значно відрізняються. Проте існує спільна закономірність, а саме: незалежно від поясу рослинності, гіпсометричного рівня, абсолютних показників споживання енергії сапрофаги споживають $93,8 \pm 2,7\%$, хижаки – $4,7 \pm 3,2\%$, а фітофаги лише $1,5 \pm 1,2\%$. Тобто первинні комплекси ґрунтових безхребетних у різних типах біогеоценозів на різних гіпсометричних рівнях мають однакову функціональну організацію.

Ця обставина надзвичайно важлива, оскільки дає можливість оцінити зміни функціональної організації угруповань ґрунтових безхребетних у похідних лісах, а також може бути використана для встановлення належності біогеоценозних екосистем до корінних.

Проведені дослідження в межах конкретного типу біогеоценозу показали, що у похідних екосистемах відбуваються значні зміни як за структурною, так і за функціональною організацією ґрунтових безхребетних. Зокрема, змінюється консортивна структура ґрунтових тварин: збіднюється видове різноманіття, насамперед персистентних і хижих видів, змінюється видове різноманіття таксонів і частка видів у трофічних групах [13, 14]. Усе це призводить до зміни функціональної організації угруповання безхребетних, зокрема збільшується використання енергії фітофагами. Величина структурних і функціональних змін у похідних біогеоценозах залежить від виду і величини антропогенної трансформованості рослинного покриву.

Зміна функціональної структури угруповань у похідних екосистемах порівняно з корінними була оцінена за допомогою коефіцієнта трансформації функціональної структури ґрунтових безхребетних (за показником потоку енергії через окремі трофічні групи) [5]. Окрім цього, з'ясувалося, що загальні закономірності змін функціональної організації всього угруповання ґрунтових безхребетних тварин аналогічні змінам угруповань ґрунтових фітонематод. Тобто на основі змін функціональної організації фітонематодних угруповань ґрунту можна робити припущення щодо загальних змін усього угруповання безхребетних тварин ґрунту, що було нами детально описано в попередніх публікаціях [5, 10].

Використання фітонематодних угруповань ґрунту як модельної групи ґрунтових організмів для оцінки загальних змін угруповань ґрунтових безхребетних тварин створює нові можливості швидко і достовірно оцінити функціональну організацію загального угруповання безхребетних ґрунту, а також спрогнозувати вплив ґрунтових тварин на кореневі системи рослин, а відтак і загальну санітарну ситуацію в екосистемі.

Наслідки значного збільшення чисельності фітофагів, зокрема фітогельмінтів, а відтак і використання ними енергії рослин найкраще вивчені в агроценозах. Наприклад, наявність значної чисельності картопляної нематоди на деяких територіях Бескидського регіону Українських Карпат спричинює нерентабельність вирощування картоплі, а іноді й цілковиту загибель врожаю [9].

У лісових екосистемах вплив фітофагів на деревні рослини майже не досліджений. Однак отримані нами результати досліджень дають підстави стверджувати, що фітогельмінти можуть спричиняти всихання похідних смерекових лісів [15].

Наприклад, у межах типу біогеоценозу волога мезотрофна ялицево-смерекова бучина квасеницева дослідження проводили в умовно корінній ялицево-смерековій бучині квасеницевій, антропогенно спрощеному буково-смерековому яличнику квасеницевому та штучно сформованому смеречняку ожиковому. Було встановлено, що в умовно корінній біогеоценозній екосистемі через функціональну групу сапрофагів за добу проходить 13 986 Дж/м², або 91% потоку енергії цілого угруповання фітонематод, а на частку фітофагів – лише 165 Дж/м², або приблизно 1%. У буково-смерековому яличнику квасеницевому сапробіонти використовують 11 713 Дж/м², або 90%, а фітофаги – 253 Дж/м², або 2,0%. У похідній екосистемі смеречняка ожикового потік енергії через групу сапробіонтів приблизно такий самий, як і в бучині, і дорівнює 11 238 Дж/м², однак це становить лише 40% від потоку енергії цілого

угруповання фітонематод. Основний потік енергії тут проходить через фітофагів і дорівнює 16 244 Дж/м², або 58%. Тобто у смеречняку ожиковому споживання енергії від кореня дерев фітофагами порівняно з умовно корінною екосистемою збільшується у 100 разів.

Значне збільшення енергії, яку використовують фітофаги в похідних смерекових лісах, призводить до значного пошкодження кореневої системи смереки, що послаблює процеси транспірації, робить коріння смереки вразливим до різного роду патогенних організмів. Раніше нами був показаний патогенний вплив фітогельмінтів на сіянці смереки [10]. Проте у лісових екосистемах такі дослідження провести важко. Однак дослідження у смеречняку ожиковому в Головецькому лісництві ДП „Славське лісове господарство” показали, що причиною всихання більшості смерек є грибні захворювання, в окремих випадках причиною хлорозу смереки були стовбурові нематоди, а в деяких випадках всохлі смереки не були пошкоджені ні грибами, ні стовбуровими нематодами. У цьому випадку, на нашу думку, єдиною причиною всихання смереки є надто велика чисельність фітогельмінтів, частка яких у споживанні енергії становить 48% від загального потоку енергії через угруповання ґрунтових нематод [7, 15].

У багаторічних лісових екосистемах використання інтенсивних технологій із регуляції чисельності ґрунтових рослиноїдних видів економічно недоцільне й безперспективне. Єдиним дієвим способом зменшення негативного впливу рослиноїдних нематод на деревні породи є формування деревостанів, які за своїм породним складом і структурою наближені до корінних лісів [6, 8, 11, 12]. Вирощування монокультур, які не властиві для конкретних територій, можливе тільки в одному поколінні, хоча і це питання потребує більш детального вивчення. Подальше з'ясування механізмів обмеження чисельності фітофагів, у тому числі й нематод, у корінних лісових екосистемах мають першочергове значення для застосування цих знань при вирощуванні стійких похідних лісів.

З метою недопущення формування у похідних лісових екосистемах фітопатогенних комплексів ґрунтових нематод, створення лісових насаджень має базуватися на принципах організації корінних екосистем, які розташовані на конкретних територіях, при цьому нематодні угруповання можуть бути використані як індикаційна група загального стану угруповання ґрунтової біоти. Основними показниками задовільного санітарного стану насаджень і їхньої стійкості є: повночленне видове різноманіття ґрунтових нематод в окремих таксономічних і трофічних групах, зокрема персистентних видів (таке, яке характерне для корінних екосистем у певному типі біогеоценозу); збереження загальних закономірностей сезонної динаміки чисельності й маси ґрунтових нематод; наявність певного співвідношення між трофічними групами нематод, зокрема мала частка (менше 5%) рослиноїдних форм; відсутність нетипових для конкретного типу лісу рослиноїдних форм, особливо карантинних видів; мала заселеність ґрунту фітогельмінтами (нижче порога шкідливості).

ВИСНОВКИ

Угруповання ґрунтових безхребетних у корінних екосистемах, які розташовані на вищих гіпсометричних рівнях, мають менше видове різноманіття, чисельність і біомасу порівняно з тими, що перебувають на нижчих рівнях. Проте всі вони, незалежно від рослинного покриття, висоти над рівнем моря, мають однакову функціональну

організацію. Це дає змогу оцінити зміни функціональної організації угруповань ґрунтових безхребетних у похідних лісах, а також може бути використано для встановлення належності біогеоценозних екосистем до корінних. Ґрунтові нематоди є інформативною модельною групою, яка індикує загальні зміни угруповання ґрунтових безхребетних. Надмірний розвиток ґрунтових фітофагів у похідних смерекових лісах Карпат може бути однією з причин всихання смереки. Збереження природного структурного та функціонального різноманіття угруповань ґрунтових безхребетних можливе тільки у корінних екосистемах на рівні типу біогеоценозу. Тому, базуючись на теорії консорцій, очевидно, що збереження біорізноманіття ґрунтових безхребетних у похідних гірських лісових екосистемах і їх функціональної організації можливе лише за умови формування деревного ярусу з тих едифікаторних видів, які властиві корінним екосистемам.

1. **Атропогенні зміни біогеоценотичного покриву в Карпатському регіоні** / Голубець М.А., Козак І.І., Козловський М.П. та інші. К.: Наук. думка, 1994. 165 с.
2. *Большаков В.Н., Коротин Н.С., Кряжимский Ф.В., Шишмарев В.М.* Новый подход к оценке стоимости биотических компонентов экосистем. **Экология**, 1998; 5: 339–348.
3. *Голубець М.А.* **Ельники Украинских Карпат**. К.: Наук. думка, 1978. 261 с.
4. **Екологічний потенціал наземних екосистем**. Голубець М.А., Марискевич О.Г., Крок Б.О. та ін. Львів: Поллі, 2003. 180 с.
5. *Козловський М.П.* Оцінка функціональної організації ґрунтових безхребетних на основі фітонематодних угруповань. **Наук. Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.**, 2002; 31: 146–154.
6. *Козловський М.П.* Особливості формування та збереження видового різноманіття угруповань ґрунтових нематод в екосистемах Українських Карпат. **Наук. записки Держ. природозн. музею**, 2004; 20: 133–138.
7. *Козловський М.П.* Стовбурові нематоди як чинник зниження стійкості та всихання смереки. **Лісове господарство, лісова, паперова і деревообробна промисловість**, 2006; 30: 321–326.
8. *Козловський М.П.* Збереження біорізноманіття ґрунтових нематод у похідних екосистемах і шляхи формування в них нефітопатогенних комплексів. **Наук. записки Держ. природозн. музею**, 2007; 23: 55–64.
9. *Козловський М.П.* Бліда картопляна нематода у Сколівських Бескидах: поширення, біологічні особливості й методичні аспекти обліку. „Дослідження біотичної і ландшафтної різноманітності та її збереження”. Львів: НТШ. **Екологічний збірник – 4**. 2008; 23: 15–219.
10. *Козловський М.П.* **Фітонематоди наземних екосистем Карпатського регіону**. Львів: Манускрипт, 2009. 316 с.
11. *Козловський М.П.* До питання біорізноманітності та стійкості екосистем. **Природно-заповідні території: функціонування, моніторинг, охорона. Матеріали міжнар. наук.-практ. конф., присвяченої 30-річчю з дня створення Карпатського національного природного парку**. Яремче, 2010. С. 65–67.
12. *Козловський М., Капрусь І.* Проблеми вивчення та охорони біорозмаїття ґрунтових тварин. **Дослідження басейнової екосистеми Верхнього Дністра: збірник наук. праць**. Львів, 2000. С. 184–190.
13. *Козловський М.П., Царик І.* Фауна мероконсорцій сосни муго (*Pinus Mugo Turra*) у високогір'ї Українських Карпат. **Проблеми екологічної стабільності Українських Карпат: Мат. міжнар. наук.-практ. конф.** Синевір, 1999. С. 207–208.
14. *Козловський М. П., Царик І.Й.* Зміни різноманіття фітонематодних комплексів у гірсько-чагарниковому дигресивному ряді в Чорногірському високогір'ї. **Вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біол.**, 2001; 10: 93–97.

15. Козловський М.П., Крамарець В.О. Основні причини всихання смереки у похідних лісах Українських Карпат. **Збірник наук. статей II Всеукр. з'їзду екологів з міжнар. участю.** Вінниця, 23–26 вересня 2009 року. С. 224–227.
16. *Dunger W., H.J. Fiedler. Methoden der Bodenbiologie.* Stuttgart, New York (Gustav Fischer Verlag), 1989. 432 s.
17. *Yeates G.W., Bongers T., de Goede R.G.M. et al.* Feeding habits in soil nematode families and genera – an outline for soil ecologists, **Journ. of Nematology**, 1993; 25(3): 315–331.

ANTROPOGENOUS TRANSFORMATION OF SOIL INVERTEBRATA COMMUNITIES IN SECONDARY ECOSYSTEMS OF THE UKRAINIAN CARPATHIANS

M. P. Kozlovskyi

*Institute of Ecology of the Ukrainian Carpathians NAS of Ukraine
4, Kozelnytska St., Lviv 79026, Ukraine
e-mail: myk234@ukr.net*

The results of study of the antropogenous transformation of soil Invertebrata communities in secondary ecosystems of the Ukrainian Carpathians are presented. It is shown that the common attribute for primeval ecosystems is the share of energy consumption by trophical groups of soil animals. It is pointed that the soil Nematoda is a convenient model unit which indicates the general changes in the soil Invertebrata community. It is approximated that the soil phytophagi could be one of the causes of the fir tree drying in secondary Carpathian forests.

Keywords: soil Invertebrata, soil Nematoda, energy, fir tree drying.

АНТРОПОГЕННАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ СООБЩЕСТВ ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ПРОИЗВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ УКРАИНСКИХ КАРПАТ

Н. П. Козловский

*Институт экологии Карпат НАН Украины, ул. Козельницкая, 4, Львов 79026, Украина
e-mail: myk234@ukr.net*

Представлены результаты исследований антропогенной трансформации сообществ почвенных беспозвоночных в производных экосистемах Украинских Карпат. Показано, что общим признаком для первичных экосистем является доля использования энергии трофическими группами почвенных животных. Отмечено, что почвенные нематоды являются удобной модельной группой, которая индицирует общие изменения сообществ почвенных беспозвоночных. Сделано предположение, что почвенные фитофаги могут быть одной из причин усыхания ели в производных лесах Карпат.

Ключевые слова: почвенные беспозвоночные, почвенные нематоды, энергия, усыхание ели.

Одержано: 01.02.2012