



УДК 595.7+591.5

ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ ФАУН COLLEMBOLA НА ТЕРИТОРІЇ УКРАЇНИ

І. Я. Капрусь

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

Проведено дослідження фауни колембол у різному просторовому масштабі від локального до регіонального. Запропоновано умовно поділяти досліджені регіони на групи з урахуванням різної площі: мікрорегіони, мезорегіони, макрорегіони і мегарегіони. Встановлено, що за рахунок взаємозаміни одних таксонів іншими у просторових градієнтах екологічних умов України забезпечується високий рівень загального таксономічного різноманіття регіональних, конкретних і ценотичних фаун ногохвісток. У результаті порівняльного вивчення зональних фаун колембол підтверджується припущення про можливість розгляду лісостепової зони не в складі аридної Степової області, а в межах помірної Широколистянолісової області. Досліджені конкретні фауни ногохвісток найкраще диференційовані за якісним складом родів і видів. Конкретна фауна Закарпатської низовини виявила низьку подібність із гірсько-карпатським комплексом фаун, і її слід розглядати у складі рівнинного фауністичного комплексу широколистянолісової зони. Сформульовано правило дворазового зменшення об'єму фауни колембол при переході з вищого територіального рівня на нижчий у ряду *мезорегіон (територія України) – мікрорегіон (природна зона, гірська країна) – місцевість (локальний рівень) – біоценоз*. На основі кластерного аналізу локальних фаун ногохвісток виділено два типи фауністичних рубежів на заході України: зональні та регіональні.

Ключові слова: біорізноманіття, Collembola, регіональна, локальна і ценотична фауни.

ВСТУП

Феномен біорізноманіття продовжує залишатися одним із основних пріоритетів дослідження у сучасній екології. Різноманіття організмів сьогодні прийнято досліджувати в різному просторовому масштабі від локального до глобального [18, 30]. Відповідно до Л.Д. Пенєва [46, 47] можна виділяти такі територіальні рівні дослідження біорізноманіття, як ценотичний, локальний, регіональний і глобальний (міжконтинентальний). Глобальному рівню досліджень може відповідати фауна у межах крупного континенту (Євразія) або всього світу, регіональному – фауна у межах частини континенту, окремої природної зони („екорегіону”) або гірської країни, а також фауна у межах території певної держави, локальному – локальна або конкретна фауна та біоценотичному – ценотична фауна. Відповідно, зональна,

конкретна і біоценотична фауни є складовою частиною зональної й локальної біоти (біомів) та угруповання у рамках біогеоценозу. Аналізуючи залежність біологічного різноманіття від клімату, Ю.І. Чернов і Л.Д. Пенєв [30] наголошували, що ідеальний варіант для таких досліджень – вивчення просторового варіювання видового багатства таксономічної групи на конкретній території залежно від екологічних факторів, що діють на різних рівнях від макрогеографічного до локального.

Починаючи з робіт А.І. Толмачова [26, 27], в біогеографії формується новий напрям, який розглядає проблеми порівняльної флористики в локальному масштабі. В науковій літературі він відомий як метод конкретних флор (КФ), який дає змогу на основі вивчення локальної флористичної ситуації вирішувати ряд завдань порівняльної флористики [34]. Цей метод розглядає КФ як флору пробних ділянок стандартної чи довільної площі та за своїм змістом і методикою дає змогу отримати достовірні дані про окремі показники, що характерні для флори дослідженого району або екстраполювати їх на аналогічні категорії в масштабі регіону [29, 34]. Як відзначає Ю.І. Чернов [28], логістичний характер залежності кількості видів досліджених груп тварин Арктики від температури свідчить про те, що категорія відображає реальну високоорганізовану систему і що вона може успішно використовуватися для побудови різноманітних прогностичних моделей динаміки біорізноманіття залежно від кліматичних змін. Таким чином, конкретна (локальна) фауна – список таксонів мінімальної території (пробна ділянка), яка включає найхарактерніші для даної природної зони ландшафти [29].

До недавнього часу дослідження різноманіття класу ногохвісток (*Collembola*) у глобальному чи міжконтинентальному масштабі практично не проводили. Однак починаючи з 1990-х років з'явилися окремі публікації, в яких проведено оцінку таксономічної структури колембол у світовому об'ємі [37] й аналіз макрогеографічних трендів різноманіття групи у широтно-зональному та меридіональному аспектах [9, 10, 22, 24]. Вивчено також параметри різноманіття фауни колембол у панарктичному об'ємі [4, 36] та особливості просторового варіювання видового багатства цього таксону на Європейському континенті [50]. Значно більше праць присвячено просторовій диференціації різноманіття ногохвісток у регіональному (внутрішньоконтинентальному) масштабі. Зокрема, це роботи, які стосуються вивчення колембол окремих держав [12, 38, 42, 49 та ін.], островів [40, 41, 43 та ін.], широтних зон [1, 3, 11, 13, 20, 23, 25, 31 та ін.], гірських регіонів [2, 39, 48, 51 та ін.] чи інших територій [21, 35, 44, 45 та ін.]. Недостатньо уваги приділяється вивченню конкретних фаун колембол, інформація про які зібрана переважно в арктичних і помірних широтах (список літератури в [10]). Найбільше даних у друкованих виданнях можна знайти про ценотичні фауни ногохвісток (огляд літературних джерел у [4, 13 та ін.]). Враховуючи різну площу досліджених регіонів, пропонуємо умовно поділяти їх на групи: мікрорегіони (внутрішньодержавні території), мезорегіони (території окремих держав або островів), макрорегіони (частини континенту, наприклад, Центральна Європа або Західний Сибір) і мегарегіони (окремі континенти).

Незважаючи на наявність у літературі різнопланової інформації про таксономічне різноманіття колембол, вона не завжди піддається порівняльному аналізу з огляду на відмінність територіальних шкал, застосованих під час вивчення фаун, і різну детальність проведених досліджень. Метою даної роботи було оцінити просторові зміни таксономічного різноманіття класу *Collembola* і провести порівняльний аналіз фаун з використанням єдиної методології досліджень на ценотичному, локальному, мікрорегіональному (зональному, регіонально-гірському) і мезорегіональному (панукраїнському) рівнях у межах території України.

МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Проведені дослідження ґрунтуються на матеріалі особин Collembola, який зібраний автором особисто протягом 1986–2010 рр. у чотирьох природних зонах і двох гірських країнах у межах території України. Крім власного матеріалу досліджень, для аналізу використовували також усі наявні в літературі фауністичні дані щодо колембол, опубліковані за 150-річний період вивчення цієї групи ґрунтових тварин [12], а також колекційні зібрання фауни, представлені різними авторами. Повний бібліографічний список опрацьованих літературних джерел наведено в „Каталозі колембол і протур України“ [12]. Сучасна система класу колембол прийнята за П.Ф. Белінгер, К.А. Хрістіансен і Ф. Янсен [37], а ландшафтно-зональний поділ території України – за О.М. Маринич і П.Г. Шищенко [15]. Вивчений матеріал характеризує широтний градієнт природних умов від різних варіантів степу через лісостеп і широколистяні ліси до мішаних лісів. У гірських країнах Карпат і Криму досліджено колембол у висотному градієнті екологічних умов. В Українських Карпатах колемболи вивчені в чотирьох висотних поясах рослинності (букових лісів, ялинових лісів, субальпійському і альпійському), а в Кримських горах також у чотирьох поясах рослинності (шибляковому, соснових лісів, букових і грабових лісів, яйлинських степів) і на пляжах. У кожній природній зоні України основний матеріал зібрано протягом вегетаційного періоду (травень–серпень) за єдиною методикою польових досліджень. В окремих випадках основні дані доповнені матеріалом, зібраним в осінні, зимові та ранньовесняні місяці. Збирання й опрацювання колембол проводили за допомогою загальноприйнятих методик ґрунтово-зоологічних досліджень [16]. Загалом досліджено близько 2600 ґрунтових проб, із яких виділено й ідентифіковано понад 300 тис. особин ногохвісток, а також додатково вивчено близько 50 тис. особин за матеріалами якісних колекцій.

Усього на території України досліджено колембол у 81 локалітеті, серед яких 14 відповідають об'єму локальних фаун ногохвісток, що дислоковані по усіх природних зонах і гірських країнах, а решта – об'єму ценотичних фаун (рис. 1). Тобто у межах території України дослідження просторової диференціації таксономічного різноманіття колембол проводили на чотирьох рівнях: ценотичному, локальному, мікро- і мезорегіональному.

Для використання методу локальних фаун (ЛФ) принципове значення має розмір площі, яка повинна охопити існуюче різноманіття умов даної місцевості з метою максимально повного виявлення складу фауни. На практиці дослідження ґрунтових мікроартподод найчастіше використовують катенний підхід [17]. Катена – геоморфологічний профіль, що проходить від найвищого місця певної території до найнижчого. Цей профіль градується у розрізі рельєфу за окремими факторами (вологістю, температурою, засоленням та ін.) або за сукупністю ландшафтних умов. Тому катена є зручною модельною територією, на якій можна оцінити екологічні преференції видів уздовж обраного градієнта середовища. Для колембол вологість біотопу визнана спеціалістами значимішим фактором, порівняно з усіма іншими [13], тому основний досліджений нами градієнт – це градієнт вологості середовища. Порівняння різних категорій фаун проводили методом об'єднання з використанням індексу Чекановського-Серенсена (I_{CS}), Шимкевича-Сімпсона (I_{Szs}), Браун-Бланке (I_B) і Жаккара (I_J) [19]. Порівняння локальних фаун території України проведені також методом кластерного аналізу із використанням програми Statistica 7.

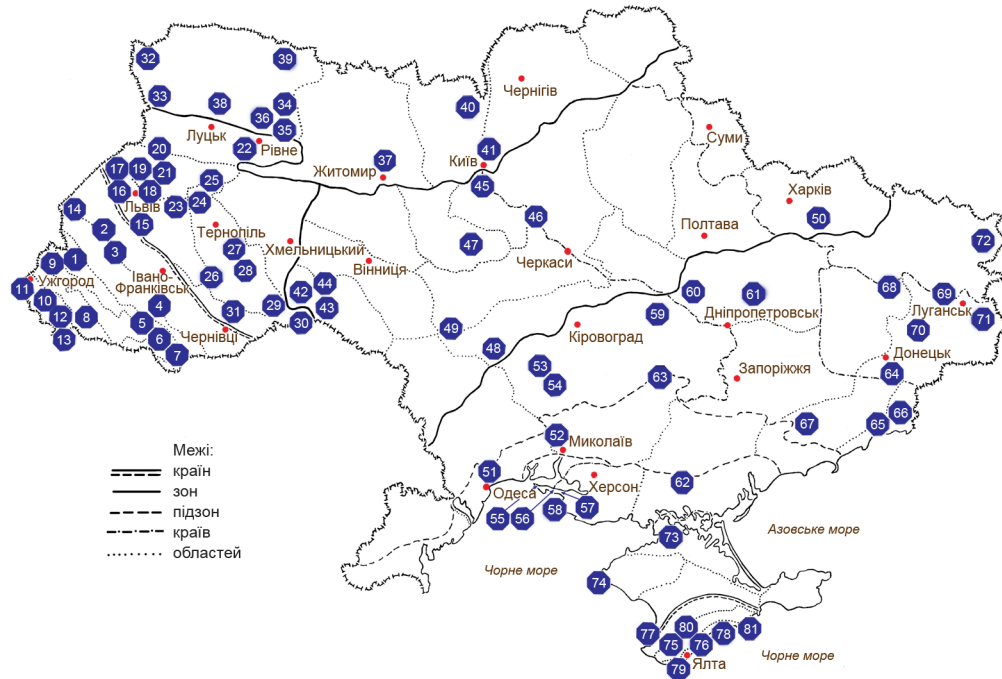


Рис. 1. Локалізація місць збирання матеріалу Collembola на території України. Характеристика локалітетів, які відповідають об'єму локальних (конкретних) фаун: **L. 3** – Львівська обл., НПП „Сколівські Бескиди”, м. Сколе, зб. І.Я. Капрусь (1989 і 1990); **L. 5** – Івано-Франківська обл., Свидовецько-Чорногірський хребет, Карпатський НПП, с. Ворохта, зб. І.Я. Капрусь (1991–1993); **L. 6** – Закарпатська обл., Мармарошські гори, Карпатський БЗ, с. Богдан, зб. М. Kseneman (публікація 1938), зб. І.Я. Капрусь (1991 і 1995); **L. 10** – Закарпатська рівнина, близько м. Мукачеве, зб. Ю.В. Цалан (2005–2007); **L. 15** – Львівська обл., Миколаївський р-н, близько с. Підлісся, Устя і Колодруби, зб. І.Я. Капрусь (1997, 1999, 2000 і 2002); **L. 16** – Львівська обл., ПЗ „Розточчя”, смт Івано-Франкове, зб. І.Я. Капрусь (1986–1991 і 2004); **L. 27** – Тернопільська обл., ПЗ „Медобори”, смт Гримайлів, зб. І.Я. Капрусь (1993 і 1994); **L. 29** – Хмельницька обл., НПП „Подільські Товтри”, м. Кам'янець-Подільський і його околиці, зб. І.Я. Капрусь (1994–1997); **L. 32** – Волинська обл., Шатський НПП, зб. І.Я. Капрусь (2004 і 2007); **L. 46** – Черкаська обл., Канівський ПЗ, зб. М.В. Тарашук (1977 і 1978, публікація 1984), зб. І.Я. Капрусь (1987), зб. О.В. Безкровна (1998–2002, рукопис дисертації 2008); **L. 55** – Херсонська обл., Чорноморський БЗ, зб. І.Я. Капрусь (2006); **L. 66** – Донецька обл., ПЗ „Хомутівський степ”, зб. Є.Ф. Мартинова, В.Е. Скляр, (1967 і 1968, публікація 1973); зб. О.В. Старостенко (1993–2000, рукопис дисертації 2004); **L. 69** – (умовно локальна), Луганська обл., Луганський ПЗ, зб. І.В. Бондаренко-Борисова (1993–2000, рукопис дисертації 2002); **L. 76** – АР Крим, близько м. Ялта, Ялтинський ГЛЗ, зб. І.Я. Капрусь (1997)

Fig. 1. Localization of collected material places of Collembola on the territory of Ukraine. Characteristic of the sites, which answer the volume of local (concrete) faunas: **L. 3** – Lviv distr., „Skolivski Beskydy” NP, Skole town, coll. I.Ya. Kaprus' (1989 and 1990); **L. 5** – Ivano-Francivsk distr., Svydivetsko-Chornogirsky mountain range, Carpathians NP, Vorokhta vill., coll. I.Ya. Kaprus' (1991–1993); **L. 6** – Zakarpatska distr., Marmaroshsky Mt., Carpathians BR, Bogdan vill., coll. M. Kseneman (publication in 1938), coll. I.Ya. Kaprus' (1991 and 1995); **L. 10** – Zakarpatska plain, near Mukacheve town, coll. Yu.V. Calan (2005–2007); **L. 15** – Lviv distr., Mikolajivsky reg., near Pidlissya vill., Ustyia and Kolodruby vill., coll. I. Ya. Kaprus' (1997, 1999, 2000 and 2002); **L. 16** – Lviv distr., „Roztochchya” NR, Ivano-Frankove vill., coll. I.Ya. Kaprus' (1986–1991 and 2004); **L. 27** – Ternopilka distr., „Medobory” NR, Grymayliv vill., coll. I.Ya. Kaprus' (1993 and 1994); **L. 29** – Khmelnytska distr., „Podilsky Tovtry” NP, Kamyanets Podilsky town and his adjacent territory, coll. I.Ya. Kaprus' (1994–1997); **L. 32** – Volynska distr., Shatsky NP, coll. I.Ya. Kaprus' (2004 and 2007); **L. 46** – Cherkaska distr., Kanivsky NR, coll. M.V. Taraschuk (1977 and 1978, publication in 1984), coll. I.Ya. Kaprus' (1987), O.V. Bezкровna (1998–2002, manuscript of dissertation in 2008); **L. 55** – Kherson distr., Chornomorsky BR, coll. I.Ya. Kaprus' (in 2006); **L. 66** – Donetsk distr., „Khomutovsky steppe” NR, coll. E.F. Martynova, V.E. Skliar (1967 and 1968, publication 1973); coll. O.V. Starostenko (1993–2000, manuscript of dissertation in 2004); **L. 69** – (closer to local), Lugansk distr., Lugansk NR, coll. I.V. Bondarenko-Borisova (1993–2000, manuscript of dissertation in 2002); **L. 76** – Crimea, near to Yalta town, Yalta MFR, coll. I.Ya. Kaprus' (in 1997)

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ І ЇХНЄ ОБГОВОРЕННЯ

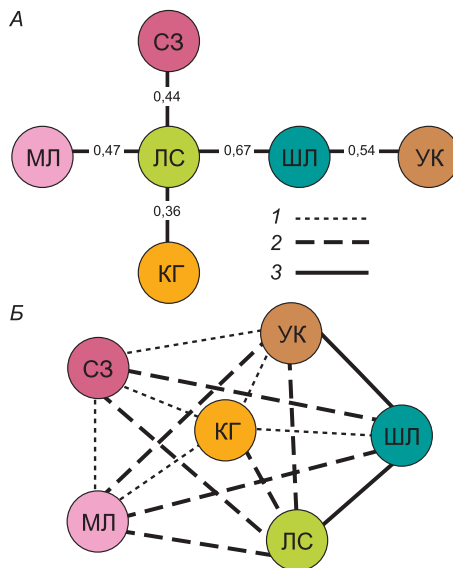
Регіональні фауни. За матеріалами проведених досліджень для території України встановлено 573 види колембол, які належать до 139 родів і 20 родин [9]. Окремі природні зони і гірські країни дослідженої території відрізняються за показниками загального видового багатства ногохвісток. Зокрема, у межах степової зони сумарно виявлено 296 видів, 101 рід і 20 родин, лісостепової зони – 277, 87, 19, зони широколистяних лісів – 303, 104, 19, зони мішаних лісів – 158, 63, 16, Українських Карпат – 295, 86, 19 і Кримських гір – 208, 88, 19 відповідно. Таким чином, об'єм мікрорегіональних фаун (зональних і гірських) на видовому рівні в середньому менший у 2,2 разу, а на родовому – в 1,6 разу, ніж мезорегіональної. Враховуючи недостатню вивченість фауни колембол у зоні мішаних лісів і Кримських горах, можна очікувати незначного зниження цих відносних показників.

Порівняння представленості різних таксонів у регіональних фаунах не тільки дає змогу виявити певні закономірності організації біот, але й оцінити їхні генетичні зв'язки і прогнозувати зміни. До недавнього часу порівняння таксономічної структури регіональних фаун ногохвісток на території України було мало інформативним і навіть неможливим з огляду на низький рівень їх вивчення у більшості регіонів. Однак сьогодні рівень вивчення цієї групи членистоногих тварин дозволяє зробити такий порівняльний аналіз на різних рівнях інвентаризаційного та диференціального різноманіття. Нами проведено порівняння видового складу зональних і гірських фаун колембол дослідженої території з використанням індексу Жаккара (рис. 2, А, Б). У результаті проведеної роботи підтверджено значну відособленість фауни Кримських гір, яка має найнижчу подібність з усіма іншими регіональними фаунами. За видовим різноманіттям вона є найближчою до фауни лісостепової зони, що, очевидно, пов'язано з поєднанням лісових і степових ландшафтів у Кримських горах. Низька подібність також виявлена між степовою і мішанолісовою фаунами, з одного боку, та усіма іншими, що порівнюються, – з другого.

Висока подібність фаун ногохвісток Українських Карпат, зони широколистяних лісів і західноукраїнського лісостепу зумовлена не тільки близьким розташуванням

Рис. 2. Характеристика подібності зональних і гірських фаун колембол України за методами неорієнтованих графів. А – дендрит подібності фаун за індексом Жаккара (1.), Б – подібність фаун у вигляді плеяд Терентьєва з використанням індексу Жаккара: 1 – низька подібність (0,25–0,32); 2 – середня подібність (0,36–0,47); 3 – висока подібність (0,54–0,67). Мікрорегіональні фауни: МЛ – мішано-лісова, ШЛ – широколистянолісова, ЛС – лісостепова, СЗ – степова, УК – карпатська, КГ – гірсько-кримська

Fig. 2. Characteristics of similarity of Ukrainian zonal and mountain collembolanfaunae revealed by the methods of non-orientable bracket. A – dendrite of similarity of faunae after the index of Jaccard (1.), Б – similarity of faunae as pleiades of Terentiev with the use of index of Jaccard: 1 – low similarity (0,25–0,32); 2 – middle similarity (0,36–0,47); 3 – high similarity (0,54–0,67). Mikroregional faunae: МЛ – mixed-forest, ШЛ – broad-leaved-forest, ЛС – forest-steppe, СЗ – steppe, УК – Carpathians, КГ – Mountain-Crimean



цих регіонів, а й також спільністю їхньої геологічної історії та фауногенетичних процесів у четвертинному періоді [8]. Причому фауна лісостепу демонструє найбільшу подібність з усіма іншими, що обумовлено наявністю перехідних екологічних умов і змішаних ландшафтів на цій території (рис. 2, А, Б). Як свідчить характер зв'язків у побудованих графах, низька подібність видового складу характерна для шести досліджених пар фаун, середня – семи і висока – двох.

Проблема взаємовідношення лісу і степу та поняття лісостепу як регіонального явища є дискусійною у сучасній біогеографічній літературі. Між лісостеповою і степовою зонами наявні суттєві відмінності щодо клімату і як наслідок – щодо характеру ґрунтоутворчих процесів, поширення видів рослин і їх угруповань. На основі аналізу регіональних флор встановлено, що між лісостеповою і степовою зонами існує сильніший екологічний бар'єр, ніж між лісостеповою і широколистянолісовою зонами [6]. Саме тому Я.П. Дідух [6] вважає, що лісостепову зону доцільно розглядати у складі помірної широколистянолісової області, клімат якої змінюється від гумідного субокеанічного до субконтинентального, що впливає на заміщення західноєвропейських широколистяних лісів східноєвропейськими лісами і лучними степами, а не у складі аридної Степової області. На карті екологічних зон Європи лісостеп також включений у зону помірних континентальних лісів, а не степів [6]. Тому, проблема сутності лісостепу продовжує залишатися актуальною регіональною проблемою районування. І це, насамперед, зв'язано із недостатнім вивченням рослинності і тваринного населення невеликих фрагментів лісостепу.

Проведене нами порівняння зональних фаун колембол України дає підстави стверджувати, що між лісостеповою і степовою зонами на півдні існує сильніший екологічний бар'єр для фаун, ніж між лісостеповою і широколистянолісовою зонами на заході. Зокрема, аналіз ареалів лісових видів колембол помірної зони показав, що 118 із них мають широке розповсюдження у широколистянолісовій і лісостеповій зонах на території України і досі не виявлені у степовій зоні. Лише 24 такі форми проникають у степ по екстра- або інтразональних лісах, але відсутні у плакорних угрупованнях цієї природної зони. Вісім видів мають розірваний ареал у степовій зоні і зустрічаються на території лісостепу та Гірського Криму. За попередніми оцінками, із південною межею лісостепу збігається південна границя поширення 68 гумідних видів ногохвісток. Серед них відзначено 8 бореальних і 2 геміарктичних форми за класифікацією А.Б. Бабенко [2, 3]. Крім того, північна границя поширення 58 аридних форм ногохвісток збігається із зональною межею між степом і лісостепом. Усього 39 видів, що приурочені до зонального степу, проникають у лісостепову і широколистянолісову зони по лучно-степових та інтразональних едафотопях. Натомість, по границі між широколистянолісовою і лісостеповою зонами проходить межа поширення 48 центрально- або західноєвропейських видів, серед яких 10 гірсько-карпатських, а також 8 форм східноєвропейського й азійського генезису. Це пов'язано, насамперед, зі зростанням аридності клімату і змінами рослинності при просуванні із заходу на схід по території України. Не менш важливе значення могла мати і господарська діяльність людини у лісостеповій зоні, що призвела до знищення первинних лучних степів, лісостепових рідколій і геміксерофільних лісів та утворення на їхньому місці якісно нових антропогенних угруповань [6]. Саме тому значна частина західноєвропейських видів колембол випадає зі складу досліджених фаун у цьому меридіональному градієнті екологічних умов і не просувається за межі Подільської височини. Лише поодинокі неморально-лісові форми ногохвісток західноєвропейського генезису виявлені у східних секторах українського

лісостепу. Очевидно, що наведені нами дані можуть бути уточнені в майбутньому у результаті детальніших досліджень зональних фаун колембол. Однак виявлені особливості поширення видів ногохвісток дають змогу вже сьогодні підтвердити наявність значного зонального екологічного бар'єру між лісостепом і степом.

Локальні фауни. Для порівняння використані дані про таксономічний склад 14 конкретних або локальних фаун колембол (L або ЛФ) території України, що локалізовані у різних природних зонах і гірських країнах (рис. 1). У результаті проведеної роботи встановлено, що у межах території дослідження загальна кількість родів і видів у локальних фаунах змінюється в широкому діапазоні значень (53–70 родів, 107–155 видів) (табл. 1). Об'єм ЛФ на видовому рівні менший в 1,3–2,5 (у середньому 2,0) рази, а на родовому – в 1,2–1,8 (у середньому 1,5) рази, ніж відповідної мікрорегіональної (зональної або гірської). У локальних фаунах виявлено також менше у 3,7–5,1 разу видів та у 2,0–2,6 разу родів, порівняно з мезорегіональною (панукраїнською). Різниця у насиченості досліджених фаун родами і видами колембол пов'язана, насамперед, із нерівномірним вивченням цієї групи педобіонтів, а вже потім з екологічними чи історичними причинами. Крім того, у широтному градієнті умов не виявлено різких змін таксономічного багатства локальних фаун. Відмінність між показниками загального видового і родового багатства окремих ЛФ ногохвісток, що належать до однієї широтної зони, буває вищою ніж серед локальних фаун різних зон.

Подібну сталість видового багатства у локальних фаунах було також виявлено і при дослідженні павуків Уралу вздовж градієнта широтно-зональних умов від тайги до лісостепу [7]. Причину такої закономірності дослідники пояснюють стабільністю екологічного середовища в межах помірного поясу Європи. Погоджуючись з цим твердженням, варто додати, що навіть у засушливих умовах степової зони є ряд інтразональних біотопів, де режим зволоження задовільний для процвітання такої вологолюбної групи, як колемболи. Зокрема, у заплачних і байрачних лісах сухостепової підзони степу нами зафіксовані високі рівні видового багатства ногохвісток, які відповідають показникам ценотичних фаун цих тварин у гумідних зонах помірного поясу. Крім цього, для колембол близькі значення видового і родового різноманіття ЛФ у різних природних зонах України можна також пояснити, виходячи із захисного значення ґрунту як середовища життя педобіонтів, де згладжений вплив зовнішніх абіотичних факторів, а також із екологічної специфіки самої групи цих древніх тварин, що первинно преадаптована до широкого спектра умов.

Однак при зростанні температурної екстремальності середовища в арктичних широтах об'єм локальних фаун ногохвісток починає різко зменшуватися [1, 5, 10]. Це можна пояснити відсутністю у складі ЛФ Арктики значної кількості еволюційно просунутих таксонів колембол із родини Entomobryidae та ряду Symphypleona, що трапляються південніше у помірному поясі [2, 3, 10]. Очевидно, що дефіцит тепла навіть у поєднанні із достатньою вологістю стає визначальним фактором, який лімітує різноманіття ногохвісток лише у термінальних частинах глобального тренду екологічних умов від тропіків до Арктики.

У просторових градієнтах середовища одні роди і види, які випадають зі складу фаун, найчастіше замінюються іншими, що забезпечує, загалом, підтримання високого таксономічного різноманіття як у межах самих родин, так і у межах локальних комплексів цих безхребетних. Про це, зокрема, свідчить показник насиченості видами одного середньостатистичного роду в локальних фаунах (табл. 1). Однак, аналізуючи загальну кількість родів у ЛФ помірного поясу, можна достовірно стверджувати, що має місце незначне зниження їх різноманіття при переході від

Таблиця 1. Зміни таксономічної структури локальних фаун Collembola у просторових градієнтах умов території України
 Table 1. Changes of taxonomical structure of local collembolanfauna in the condition of spatial gradients of the territory of Ukraine

Родина	Номер локальної фауни у широтному градієнті умов із півдня на північ														
	L76	L55	L66	L69	L46	L29	L27	L10	L6	L5	L3	L15	L16	L32	
Poduridae	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1/1	1/1	
Hypogastruridae	9/20	6/18	5/9	5/9	6/12	6/15	5/13	5/15	7/13	5/14	6/16	6/15	4/16	6/16	
Odontellidae	1/2	3/3	1/1	–	3/3	3/4	2/3	2/3	1/5	1/4	1/4	2/3	1/2	–	
Brachystomellidae	–	1/1	–	1/2	1/1	1/1	1/1	1/1	1/1	–	–	1/1	1/1	1/1	
Neanuridae	8/20	6/11	7/10	6/7	7/11	9/14	8/12	9/13	11/20	11/20	9/26	6/17	8/16	5/7	
Onychiuridae	7/17	4/10	4/13	3/9	3/9	3/8	6/12	13/18	9/16	8/15	9/17	4/12	5/9	3/7	
Tullbergiidae	5/13	4/13	3/8	6/11	4/9	4/9	3/6	6/15	1/4	1/4	2/6	4/11	4/7	2/6	
Isotomidae	16/32	15/34	14/25	11/19	10/17	11/18	11/19	12/25	11/24	11/25	13/31	10/18	11/25	12/27	
Oncopoduridae	–	–	1/1	–	–	1/1	1/1	–	–	–	–	–	–	–	
Tomoceridae	1/3	1/2	1/1	1/1	2/3	2/4	2/4	2/4	3/4	3/4	3/5	3/5	3/6	2/4	
Entomobryidae	8/26	8/27	8/24	7/25	6/23	6/26	6/26	6/23	6/16	5/15	6/14	6/18	5/23	7/27	
Paronellidae	–	1/1	2/4	1/2	1/2	1/2	1/2	–	1/1	–	–	1/1	1/1	1/1	
Neelidae	2/2	1/1	–	1/2	1/1	1/1	1/1	1/1	3/3	1/1	3/3	2/2	2/2	1/1	
Sminthuridae	2/2	1/1	2/3	2/2	1/1	1/1	1/1	2/4	1/1	2/3	2/2	2/2	2/6	3/7	
Katannidae	1/5	1/5	1/5	2/8	2/4	1/2	1/3	1/3	1/2	1/2	1/3	1/1	1/2	1/2	
Arrhopalitidae	2/4	1/1	1/1	1/2	1/3	1/2	1/2	1/5	1/3	2/4	2/4	2/5	2/6	1/1	
Sminthuridae	5/5	–	2/5	4/4	4/5	5/7	5/7	4/5	4/4	3/3	5/5	4/5	5/5	2/2	
Bourletellidae	1/1	1/1	3/4	1/2	2/3	2/3	2/3	1/2	1/1	1/1	2/3	2/4	2/3	3/4	
Dicyrtomidae	2/3	–	1/1	2/2	3/4	3/5	3/5	3/5	3/4	2/2	3/5	2/3	3/6	3/4	
Всього	70/155	54/129	56/115	54/107	57/111	60/123	60/121	69/142	65/122	57/117	67/144	58/123	61/137	53/117	
Середня кількість видів на рід	0,45	0,42	0,49	0,50	0,51	0,49	0,50	0,49	0,53	0,49	0,47	0,47	0,45	0,45	

Примітка: Зліва від косої риски – кількість родів, справа – кількість видів. Позначення локальних фаун як на рис. 1; кольором виділені гірські фауни.
 Comments: On the left of sloping line – number of genera, on the right of sloping line – number of species. Numbers of local faunae as on Fig. 1; a color is select mountain faunae.

гірських до рівнинних ландшафтів, а також від широколистянолісових до мішанолісових і далі – тайгових. Це обумовлено присутністю деяких гірських, неморальнолісових та ендемічних родів у горах і на прилеглих до них територіях.

Зміни загальної кількості родів і видів колембол у межах конкретних родин є більш чи менш закономірними у широтно-зональному аспекті. Виходячи з цього, можна виділити кілька груп родин, які проявляють різні тенденції таких змін на рівні родів і видів. Зокрема, до першої групи можна віднести родину *Paronellidae*, загальне родове і видове різноманіття якої загалом знижується у складі локальних фаун у напрямку від степової зони до зони мішаних лісів, а також родину *Katiannidae*, зміни видового багатства якої мають подібну широтно-зональну тенденцію (табл. 1). Другу групу утворюють родини *Onychiuridae* і *Neanuridae*, таксономічне багатство яких спочатку зростає у цьому напрямку до зони широколистяних лісів, а далі різко знижується у зоні мішаних лісів. Крім того, різноманіття цих двох родин зберігає також тенденцію до зростання у гірських фаунах, порівняно із рівнинними. Гірські умови преферують також представники гумідофільних родин *Tomoceridae* і *Arrhopalitiidae*, де помітно зростає їхнє загальне видове різноманіття. Аридофільні родини *Tullbergiidae* і *Entomobryidae* утворюють наступну групу таксонів, яка, навпаки, уникає Українських Карпат і представлена там невеликою кількістю видів, порівняно із рівнинними ландшафтами (особливо степовими) і Кримськими горами. Можна також виділити дві групи родин, що демонструють високе різноманіття на видовому рівні в окремих зональних умовах. Це, зокрема, родини *Odontellidae* і *Dicyrtomidae*, що досягають найвищого видового багатства у широколистянолісовій зоні та родина *Sminthuridae* – мішанолісовій зоні. На підставі аналізу локальних фаун у широтно-зональному градієнті умов України не встановлено закономірних змін у насиченості родами і видами решти семи родин. Відсутність представників окремих родин у складі деяких локальних фаун колембол можна пояснити, насамперед, стохастичними причинами, враховуючи їхнє поширення у суміжних регіонах.

Цікаві закономірності виявлені при аналізі середньої кількості видів, що належать одному середньостатистичному роду. Однак для колембол відзначено незначні та часто неспрямовані зміни цього показника у вивчених ЛФ (табл. 1). Це може свідчити або про їхнє нерівномірне вивчення, або про відсутність прямого зв'язку цього параметру зі середовищем. Лише для родини *Entomobryidae* можна говорити про деяке зростання насиченості середньостатистичного роду в лісостеповій і широколистянолісовій зонах та для родини *Neanuridae* – у горах.

Найпомітніші зміни локальних фаун ногохвісток у просторових градієнтах екологічних умов відзначені на рівні якісного складу родів і видів. Це пов'язано зі зміною адаптивного потенціалу окремих груп ногохвісток при просуванні із півдня на північ, а також фауногенетичними процесами, що відбувалися у конкретних регіонах. Умовно в ЛФ колембол можна виділити дві групи таксонів: перша складається з полізональних та еврибіонтних видів із широкими географічними ареалами поширення, друга – специфічні форми з вузькими екологічною валентністю й ареалами, які трапляються або спорадично на великій території, або локально у певних екологічних умовах і регіонах. У складі ЛФ України нами було виявлено від 29 до 77% спільних видів і відповідно від 23 до 71% специфічних для фаун форм. Справджується таке загальне правило: чим територіально віддаленішими є досліджені фауни, тим менше між ними спільних видів, і навпаки. Саме представники першої групи таксонів забезпечують подібність локальних фаун між собою, а представники другої – їх неповторність і специфічність.

Порівняння ЛФ території України, проведені методом кластерного аналізу, на основі матриць А) кількості родів у родинях, Б) кількості видів у родинях і В) видового складу ногохвісток (рис. 3, А, Б, В). У результаті проведеної роботи встановлено, що найкраще локальні фауни диференційовані за видовим складом і гірше за показниками кількості родів і видів у родинях. За набором видів на рівні відмінності у 60 одиниць усі досліджені фауни розділилися на п'ять кластерів (рис. 3, В): 1) Кримські гори (L 76); 2) степова зона (L55, 66, 69); 3) Українські Карпати (L3, 5, 6); 4) лісостеп + Західне Поділля (L27, 29, 46); 5) Закарпаття, Передкарпаття, Роз-

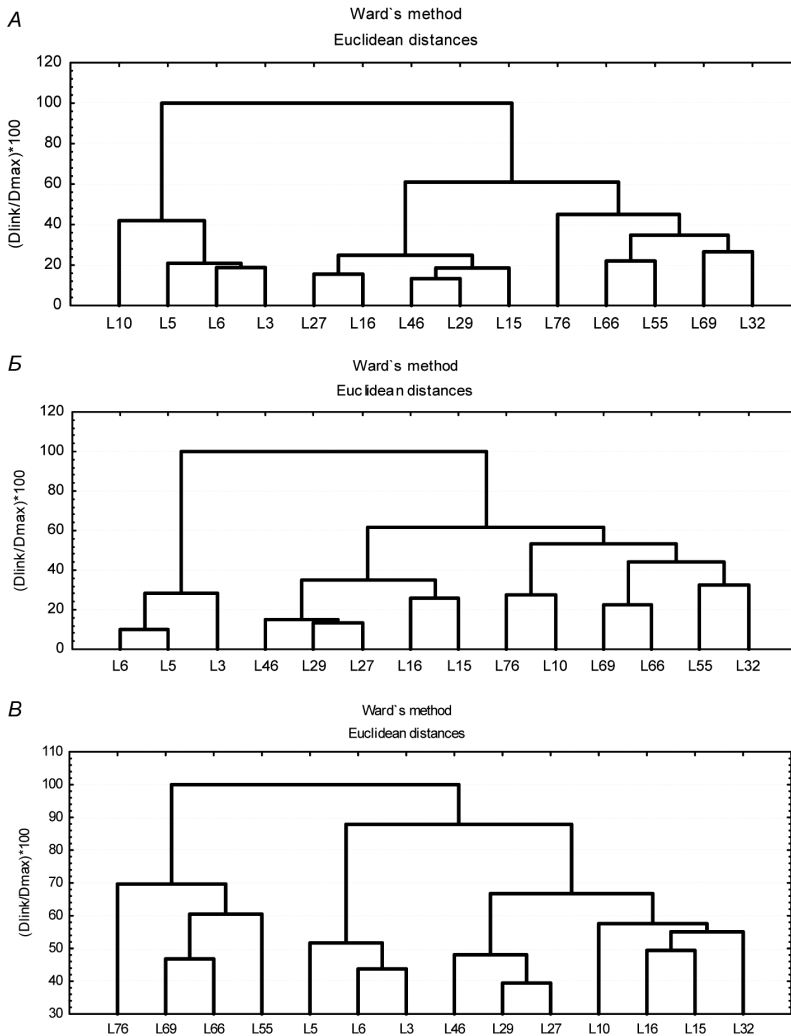


Рис. 3. Групування локальних фаун колембол України за кількістю родів (А) і видів (Б) в родинях, а також за видовим складом (В) із використанням міри відмінності (евклідова дистанція). Номери локальних фаун L3–L76 як на рис. 1

Fig. 3. Grouping of local collembolanfaunae of Ukraine by the amount of genera (A) and species (B) in families, and also after species composition (B) with using of difference measure (Euclidean distance). Number of local faunae (L3–L76) as on Fig. 1

точця і мішані ліси (L10, 15, 16, 32). На рівні у 80 одиниць виділяється лише три групи фаун: 1) гірсько-кримська разом зі степовими; 2) гірсько-карпатські та 3) лісостепова + широколистянолісові та мішанолісова фауни. Локальна фауна лісостепу (L46) зближена більше зі східними широколистянолісовими фаунами, а не зі степовими, тоді як фауна Закарпатської низовини (L10) – із широколистянолісовими, а не з карпатськими. Таким чином, ЛФ ногохвісток добре диференціюють широтні зони і гірські регіони території дослідження та підтверджують висловлене вище припущення про близькість лісостепової і широколистянолісової фаун колембол. Крім того, локальна фауна Закарпатської низовини виявила високу відмінність від гірсько-карпатського фауністичного комплексу, і її слід розглядати у складі рівнинного комплексу широколистянолісової зони.

Порівняння ЛФ колембол за кількістю родів у родинях дало змогу виявити три відокремлених комплекси на рівні у 50 одиниць (рис. 3, А): 1) закарпатсько-низовинна + гірсько-карпатська; 2) широколистянолісові + лісостепова; 3) гірсько-кримська + степові + мішанолісова. Зближення локальної фауни Шацького національного природного парку зі степовими скоріш за все можна пояснити недостатнім вивченням першої з них. На рівні у 40 одиниць відмінності фауна ногохвісток Закарпатської низовини все-таки відділяється від фаун Українських Карпат.

І, нарешті, зіставлення локальних фаун колембол за кількістю видів у родинях (рис. 3, Б) на рівні у близько 50 одиниць також дає змогу виділити три основних кластери: 1) Українські Карпати; 2) лісостеп + широколистяні ліси і 3) Крим + степ + Закарпатська низовина + мішані ліси. Як видно із дендрограми, остання група фаун є змішаною, що може свідчити про обмеженість використання критерію „кількість видів / родина” для порівняння фаун ногохвісток.

На основі порівняльного аналізу локальних комплексів колембол України можна говорити про наявність двох типів рубежів між фаунами: 1) зональних – між степовою і лісостеповою, широколистянолісовою і лісостеповою, а також широколистянолісовою + лісостеповою і мішанолісовою зонами, а також 2) регіональних, з яких сильніші існують між гірськими територіями і прилеглими рівнинами, а дещо слабші – між широколистянолісовою зоною і мішанолісовою на півночі, а також лісостеповою на сході (рис. 4). Тобто вони проходять по Волинській височині і Товтровому кряжу, частково накладаючись на зональні рубежі та посилюючи фауністичну диференціацію зони широколистяних лісів серед сусідніх лісових зон. Існування фауністичних рубежів на рівнині зв'язане із поширенням монтанних і західноєвропейських видів колембол на схід і північ. Як правило, ці ареали на північному сході збігаються з поширенням бука на Поділлі та Розточчі. Більшість монтанних таксонів колембол обмежені у своєму поширенні на рівнини нижніми гірськими поясами рослинності. Однак окремі форми ногохвісток можуть проникати значно глибше у сусідні зони. Для прикладу можна навести гірський вид *Deutonura albella*, який виявлений у широколистяних лісах Канівських гір і Південного Поділля. Таке активне просування монтанних і західноєвропейських неморальних видів колембол на схід зближує локальні фауни західного сектору лісостепової зони із такими східного (західноподільського) сектору широколистяно-лісової зони. Якщо зональні рубежі обумовлені переважно екологічними причинами, то регіональні – фауногенетичними процесами.

Важливу інформацію про спорідненість локальних фаун може дати аналіз симетричних або несиметричних статіндексів, які оцінюють особливості включення-подібності списків певних таксонів. При заданому порозі у 50% подібності більшість досліджених фаун утворюють численні зв'язки між собою (рис. 5). Причому

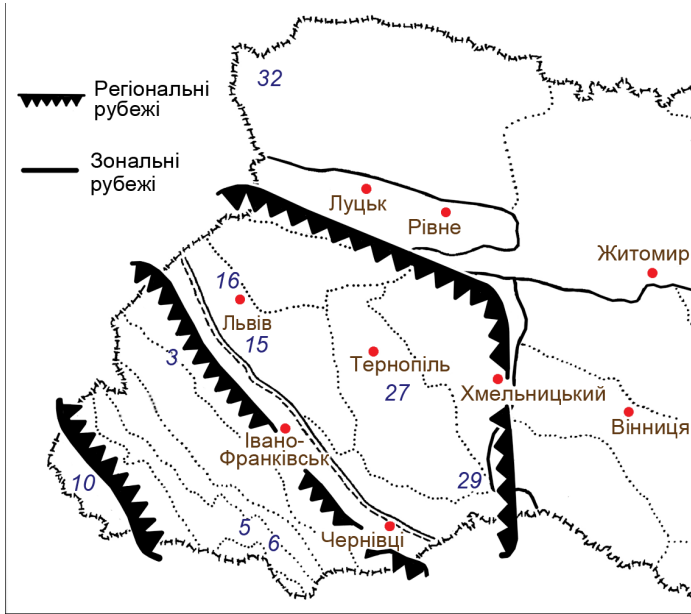


Рис. 4. Схема розміщення локальних фаун колембол і основних типів фауністичних рубежів між ними на заході України. Номери локальних фаун як на рис. 1

Fig. 4. Chart of placing local collembolanfaunae and basic types of faunistic borders between them within the Western Ukraine. Number of local faunae, as on Fig.1

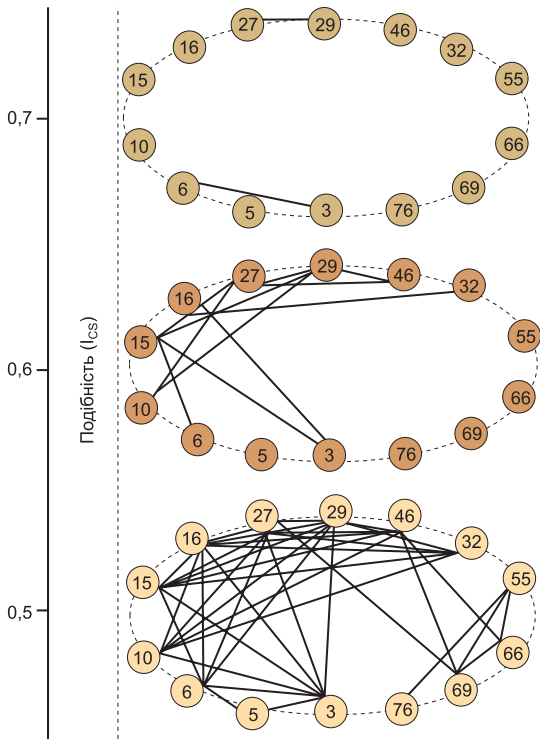


Рис. 5. Граф із вказанням величини зв'язку між локальними фаунами колембол України за індексом Чекановського-Серенсена (I_{cs}). Числа у колах відповідають номерів локальної фауни (див. рис.1)

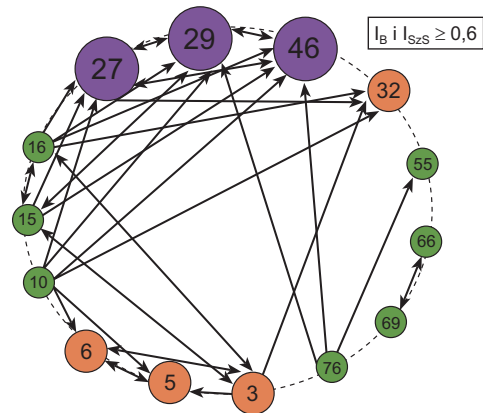
Fig. 5. Count with pointing of size of connection between local collembolanfaunae of Ukraine by the index of Czekanovsky-Sorensen (I_{cs}). Number in circles corresponds the number of local fauna (see Fig. 1)

на основі зв'язаності фаун можна виділити два фауністичних комплекси колембол: 1) степові + гірсько-кримська ЛФ, 2) усі лісові + лісостепова + гірсько-карпатська ЛФ. Найбільшу кількість попарних зв'язків на даному рівні подібності утворюють територіально близькі фауни широколистянолісової зони. Кількість зв'язків між локальними колемболофаунами значно зменшується вже на рівні у 60% подібності. Вони залишаються лише у фауністичному комплексі ЛФ № 2, однак їхня кількість знижується на 2–3 порядки. При вищій подібності на рівні у 70% залишається лише дві пари зв'язків між карпатськими і західно-подільськими локальними фаунами.

На рис. 6 представлений варіант порівняння локальних фаун колембол, з характеристикою їхньої подібності та включення одних видових списків у інші. При заданому порозі у 60% найрізноманітнішими фаунами виявилися західноподільські та лісостепова, які виступають центрами включення 5–6 інших локальних фаун. Крім того, фауни № 27, 29 і 46 мають подібний видовий склад ногохвісток і приблизно однакову довжину списків. Такий характер включення досліджених фаун, на нашу думку, можна розглядати не як результат походження різноманітних гірських і широколистянолісових ЛФ від основних центрів № 27, 29 і 46, а як наслідок змішаності видового складу останніх. Гетерогенною є також мішанолісова фауна, яка включає 3 широколистянолісові та 1 гірсько-карпатську. Найслабші зв'язки зафіксовані між степовими фаунами і лісовими, у тому числі й лісостеповою. Однак гірсько-кримська ЛФ виявила певну спорідненість із фаунами північних зон України, що пов'язано з наявністю у її складі багатьох лісових видів.

Рис. 6. Орграф включення-подібності локальних фаун колембол України на основі аналізу симетричних індексів Шимкевича-Сімпсона (I_{Szs}) і Браун-Бланке (I_B). Позначення: (\leftrightarrow) пари фаун, що мають подібний видовий склад і приблизно однакову довжину списків, (\rightarrow) напрям включення однієї фауни в іншу; числа у колах відповідають номерів локальної фауни (див. рис. 1)

Fig. 6. Orgraf of including-similarity of local collembolanfauna of Ukraine on the basis of analysis of symmetric Szymkiewicz-Simpson index (I_{Szs}) and Braun-Blanquet index (I_B). Denotation: (\leftrightarrow) pair of faunae, that have similar species composition and approximately identical length of lists, (\rightarrow) direction of including of one fauna in other; number in circles corresponds the number of local fauna (see Fig. 1)



Ценотичні фауни. На ценотичному рівні в масштабі конкретного оселища виявлено від 15 до 75 видів колембол, що належать до 10–50 родів (табл. 2). Причому об'єм ценотичних фаун у гірських регіонах є значно більшим, ніж на рівнині. Зокрема, у гірсько-лісових ценозах встановлено в середньому 60–63 види, а в рівнинних зональних та інтразональних лісах – 36–41, на гірських луках – 31–47 видів, а на рівнинних суходільних – 24–41. У широтно-зональних рядах однотипних біоценозів найвищі показники видового багатства ногохвісток відзначені на території широколистянолісової та лісостепової зон. Незначне зменшення об'єму ценотичних фаун відбувається у напрямку як степової, так і мішанолісової зон. Виявлені також відмінності досліджених фаун на рівні типів ландшафтів. Зокрема, у зональних степових і мішанолісових угрупованнях виявлено в середньому нижчі рівні видового

Таблиця. 2. Матриця об'єму ценотичних фаун колембол на рівні родів (G) і видів (S) у гірських і рівнинних ландшафтах України
 Table. 2. Matrix of cenotic collembolanfauna volume at the level of genera (G) and species (S) in the mountain and plain landscapes of Ukraine

Типи ценозів	Мішано-лісова зона		Широколистяно-лісова зона		Лісостепова зона		Степова зона		Українські Карпати		Кримські гори		S/G
	G	S	G	S	G	S	G	S	G	S	G	S	
Зональні	17-30	22-50	20-39	25-52	17-34	26-48	16-35	22-58					1,53
лісові	17-30 (24)	22-50 (36)	20-39 (31)	25-52 (38)	18-34 (27)	26-48 (36)							1,57
степові					17-28 (22)	33-42 (34)	16-35 (25)	22-58 (35)					1,50
Екстразональні			16-30	21-47			16-32	21-59					1,61
байрачні діброви							16-32 (22)	21-59 (36)					1,64
лучні степи			16-30 (24)	21-47 (38)									1,58
Інтразональні	16-29	26-49	15-39	20-53	25-37	30-54	10-34	15-50					1,49
лісові	23-29 (27)	33-49 (41)	25-39 (33)	25-53 (36)	25-37 (31)	28-54 (38)	17-31 (23)	22-48 (39)					1,48
лучні суходільні	16-22 (18)	26-30 (28)	19-33 (26)	30-50 (41)	25	38	10-23 (17)	15-33 (24)					1,51
лучні заплавні (заболочені)	22-29 (26)	29-40 (36)	15-32 (25)	20-43 (39)			25-34 (28)	38-50 (42)					1,48
Гірські									21-50	25-75	28-45	42-70	1,53
лісові									32-50 (37)	49-75 (63)	32-45 (36)	54-70 (60)	1,68
чагарникові									28-38 (32)	40-60 (52)	28	42	1,63
лучні									21-27 (24)	25-38 (31)	29	47	1,29

Примітки: S/G – середня кількість видів на рід, у дужках наведені середні значення числа родів і видів.

Comments: S/G – a middle amount of species per genus; the mean values of species number and genera are indicated in brackets.

і родового різноманіття ценотичних фаун ногохвісток, ніж у широколистянолісових і лісостепових, в інтразональних лісових – вищі, ніж у суходільно-лучних та заплавно-лучних. Найвища насиченість середньостатистичного роду видами зафіксована в екстразональних ценотичних фаунах колембол, а найнижча – в інтразональних. У горах, а також на території широколистянолісової зони, в середньому, виявлено більше родів у складі ценотичних фаун колембол, порівняно із усіма іншими.

Як відомо з літератури [32], зі збільшенням кількості ґрунтових проб кількість видів зростає по логістичній кривій. Ця крива виходить на плато лише у вибірках із кількох десятків проб. Одноразові обліки із 10–15 ґрунтових проб дають змогу виявити лише 1/6–1/2 від наявної кількості видів, що переважно є масовими у конкретних угрупованнях [32]. Тому лише значна кількість зразків ґрунту і підстилки (від 30 до 70) у кількох серіях облікування дає змогу вичерпати потенційне різноманіття видів ногохвісток у конкретних ценозах (рис. 7). Причому у відмінних типах ценозів спостерігаються різні темпи зростання видового багатства залежно від кількості відібраних ґрунтових проб. Загалом, для гірських ценозів необхідно брати більшу кількість проб, порівняно з рівнинними, щоб вичерпати потенційне різноманіття фаун колембол. Максимально повні значення ценотичного різноманіття ногохвісток можна отримати лише при багаторічних дослідженнях.

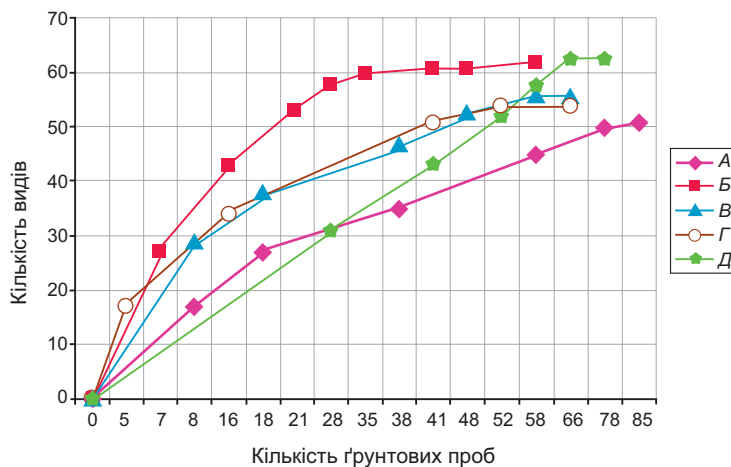


Рис. 7. Криві кумулятивного нагромадження видів колембол у відповідності до кількості відібраних ґрунтових проб. Ценози (Львівська обл.): А – заплавна діброва (с. Колодруби), Б – болотна молінево-осокова лука (с. Ставки), В – грабовий дубняк (с. Підлісся), Г – післяліова мезофітна лука (с. Устя), Д – бучина (с. Бусовисько)

Fig. 7. Curves of the cumulative piling up of collembola species in accordance with the number of the selected soil samples. Cenoosis (Lviv distr.): А – floodplain oak forest (Kolodruby vill.), Б – Molinetum caricosum boggy meadow (Stavky vill.), В – hornbeam and oak forest (Pidlissya vill.), Г – mesophytic meadow after forest (Ustyia vill.), Д – beech forest (Busovysko vill.)

Враховуючи описані особливості, для аналізу ценотичних фаун ногохвісток було вибрано узагальнені дані з кількох серій ґрунтових проб, зібраних у різні сезони. Саме тому отримані нами показники ценотичного багатства фаун можна вважати близькими до реальних. Крім того, вони узгоджуються з літературними даними для аналогічних ценозів помірної зони Європи [13, 31, 33]. На основі проведеного порівняння можна говорити про незначне зниження ценотичної ємності для

ногохвісток у напрямку від широколистяно-лісової зони до мішанолісової, далі до тайги і, навіть, кількаразове зменшення цього показника у крайніх арктичних умовах [1]. Зокрема, у тайгових лісах і східноєвропейських мішаних лісах ценотичні фауни налічують у середньому близько 25–30 видів колембол, у типових тундрах Таймиру – близько 30 видів, у різних ценозах арктичних тундр відзначено від 10 до 22 видів, а в полярних пустелях лише 9–10 видів [1, 13; 29, 31]. Наведені вище рівні ценотичного різноманіття ногохвісток стосуються лише вибірок у кілька десятків ґрунтових проб, що зібрані переважно протягом одного-двох сезонів. Багаторічне збирання матеріалу в конкретних ценозах може дещо збільшити об'єм ценотичних фаун, як це було встановлено для ялиників-зеленомошників Підмосков'я [14] або для лісових і лучних ценозів Передкарпаття і Карпат (рис. 7).

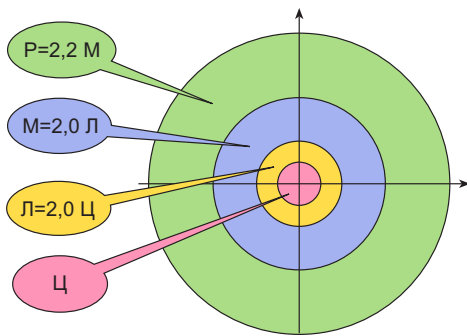


Рис. 8. Пропорції фаун Collembola різного територіального масштабу: Ц – ценотична, Л – локальна, М – мікрорегіональна, Р – мезорегіональна

Fig. 8. Proportions of collembolanfaunae of different territorial scale: Ц – cenotic, Л – local, М – microregional, Р – mezo-regional

У результаті порівняння різних за площею категорій колемболофаун у межах України відзначені характерні закономірності: при переході з вищого територіального рівня на нижчий у ряду мезорегіон – мікрорегіон – місцевість (локальний рівень) – біоценоз справджується принцип майже дворазового зменшення об'єму відповідної категорії фауни колембол (рис. 8).

ВИСНОВКИ

На підставі проведеного аналізу можна зробити висновок, що досліджені нами територіальні категорії фауни колембол у межах території України зберігають певну специфічність як еколого-адаптивна система таксонів. Це, насамперед, залежить від еволюційної просунутості та біологічних особливостей окремих таксонів ногохвісток, які визначають їхні адаптивні можливості у процесі колонізації різних типів ландшафтів і біоценозів, а також фауногенетичних процесів у дослідженому регіоні. Встановлено, що за рахунок взаємозаміни одних таксонів іншими у просторових градієнтах екологічних умов України забезпечується високий рівень загального таксономічного різноманіття регіональних, конкретних і ценотичних фаун ногохвісток.

На основі порівняльного аналізу видового складу зональних і гірських фаун території України виявлено значну відокремленість колемболофауни Кримських гір, яка має найнижчу подібність з усіма іншими регіональними фаунами ($I_j = 0,25–0,36$). Висока подібність колемболофаун Українських Карпат і широколистянолісової зони ($I_j = 0,54$), а також широколистянолісової і західного сектору лісостепової зон ($I_j = 0,67$) залежить не лише від їхнього близького географічного розташування, а й також від характеру фауногенетичних процесів, що відбувалися в окремих регіонах, і місцем останніх стосовно основних напрямків міграції палеобіот у зв'язку із кліматичними змінами в палеоген-неогені на європейському континенті. У результаті про-

веденого дослідження зональних фаун колембол підтверджується припущення про можливість розгляду лісостепової зони не в складі аридної Степової області, а в межах помірної Широколистянолісової області.

Вивчені локальні фауни ногохвісток найкраще диференційовані за якісним складом родів і видів. Локальна фауна Закарпатської низовини виявила високу відмінність від гірсько-карпатського комплексу ЛФ (90 одиниць), і її слід розглядати у складі рівнинного фауністичного комплексу широколистянолісової зони. Сформульовано правило дворазового зменшення об'єму фауни колембол при переході з вищого територіального рівня на нижчий у ряду *мезорегіон – мікрорегіон – місцевість – біоценоз*. На основі кластерного аналізу локальних фаун ногохвісток виділено два типи фауністичних рубежів на заході України: зональні та регіональні. Підтверджено припущення, що категорія локальної фауни є інтегральною одиницею, яка відображає особливості фауногенезу колембол, а також різний адаптивний потенціал таксонів е освоєнні середовища і може бути використана для проведення порівняльних фауністичних досліджень.

ПОДЯКИ

Автор висловлює глибоку вдячність І.В. Бондаренко-Борисовій, О.В. Старостенко і Н.Г. Сандул (Донецьк), О.О. Хаустову (Ялта), А.А. Крону, Ю.В. Цалану і К.М. Гоблик (Ужгород), М.В. Тарашук, Р.С. Варговичу (Київ), М.Б. Потапову та О. Макаровій (Москва) за надання матеріалу колембол, зібраного у різних регіонах України, для таксономічного вивчення, а також різнопланову фауністичну інформацію.

1. *Ананьева С.И., Бабенко А.Б., Чернов Ю.И.* Ногохвостки (Collembola) в арктических тундрах Таймыра. **Зоологич. журнал**, 1987; 66(7): 1032–1044.
2. *Бабенко А.Б.* Ногохвостки Западного Путорана: Фауна и высотная дифференциация населения. **Зоологич. журнал**, 2002; 81(7): 779–796.
3. *Бабенко А.Б.* Ландшафтная хорология коллембол Таймыра. 2. Широтная дифференциация фауны. **Зоологич. журнал**, 2003; 82(9): 1051–1063.
4. *Бабенко А.Б.* Коллемболы Арктики: структура фауны и особенности хорологии: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: спец. 03.00.08 „Зоология” и 03.00.16 „Экология”. М., 2005. 48 с.
5. *Бабенко А.Б., Булавинцев В.И.* Ногохвостки (Collembola) полярных пустынь Евразии. **Зоологич. журнал**, 1997; 76(4): 409–417.
6. *Дідух Я.П.* Етюди фітоєкології. Київ: Арістей, 2008. 268 с.
7. *Есюнин С.Л., Ефимик В.Е.* Разнообразие фауны пауков Урала: географическая изменчивость. **Успехи современной биологии**, 1994; 114(4): 415–427.
8. *Капрусь И.Я.* Ногохвостки (Collembola) Вольно-Подолья. В кн.: **Экология и фауна беспозвоночных Западного Вольно-Подолья**. Киев: Наук. думка, 2003: 100–172.
9. *Капрусь И.Я.* Таксономічна структура і типологія регіональних фаун ногохвісток (Collembola) Євразії. **Наук. зап. Держ. природозн. музею, Львів**, 2010а; 26: 39–50.
10. *Капрусь И.Я.* Макрогеографічні тренди таксономічного різноманіття колембол (Collembola). **Наук. вісник Ужгород. ун-ту. Сер. Біологія**, 2010б; 28: 106–114.
11. *Капрусь И.Я.* Ландшафтно-зональні та регіональні особливості фауністичних комплексів Collembola на території України. **Наук. вісник Ужгород. ун-ту. Сер. Біологія**, 2010в; 29: 106–118.
12. *Капрусь И.Я., Шрубович Ю.Ю., Тарашук М.В.* Каталог колембол (Collembola) і протур (Protura) України. Львів, 2006. 164 с.

13. Кузнецова Н.А. **Организация сообществ почвообитающих коллембол.** Москва: ГНО Прометей, 2005. 244 с.
14. Кузнецова Н.А., Бабенко А.Б. Многолетняя динамика численности коллембол в ельнике-зеленомошнике. В кн.: **Фауна и экология ногохвосток.** Москва: Наука, 1984: 57–67.
15. Маринич О.М., Шищенко П.Г. **Фізична географія України: Підручник.** Київ: Знання, КОО, 2006. 511 с.
16. **Методы почвенно-зоологических исследований** [Бызова Ю.Б., Гиляров М.С., Граковский В.Г. и др.]; под ред. М.С. Гилярова. Москва: Наука, 1975. 277 с.
17. Мордкович В.Г., Шатохина Н.Г., Титлянова А.А. **Степные катены.** Новосибирск: Наука, 1985. 118 с.
18. Морозова О.В. **Таксономическое богатство флоры Восточной Европы: факторы пространственной дифференциации.** Москва: Наука, 2008. 328 с.
19. Песенко Ю.А. **Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях.** Москва: Наука, 1982. 287 с.
20. Стебаева С.К. Изученность фауны ногохвосток (Collembola) Сибири в зональном аспекте. **Труды Биол. ин-та. Сиб. отд-ние АН СССР**, 1976; 18: 85–133.
21. Стебаева С.К. Структура и динамика сообществ коллембол. В кн.: **Микроартроподы, почвы, растительность в условиях пульсирующего увлажнения (на примере Карасукской равнины).** Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1991. С. 104–153.
22. Таращук М.В. Таксономическая структура фауны ногохвосток (Collembola, Entognatha) в провинциях лесостепи Евразии. **Изв. РАН. Сер. биол.**, 1995; 5: 566–578.
23. Таращук М.В. О биотопическом распределении ногохвосток (Collembola, Entognatha) в основных ландшафтах лесостепи Приднепровской возвышенности. **Сообщ. 1. Вестн. зоологии**, 1995; 4: 29–37.
24. Таращук М.В. Фаунистические комплексы ногохвосток (Collembola, Entognatha) лесостепи Евразии. **Изв. РАН. Сер. биол.**, 1996; 2: 215–224.
25. Таращук М.В. Биотопическая сопряженность видов ногохвосток (Collembola, Entognatha) в лесостепи Приднепровской возвышенности. **Сообщ. 2. Вест. зоологии**, 1996; 1–2: 46–51.
26. Толмачёв А.И. Богатство флор как объект сравнительного изучения. **Вест. Ленинград. гос. ун-та**, 1970; 9: 71–83.
27. Толмачёв А.И. **Введение в географию растений: лекции, чит. студентам Ленинград. ун-та в 1958–1971 гг.** Ленинград: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.
28. Чернов Ю.И. Класс птиц (Aves) в арктической фауне. **Зоолог. журнал**, 1999; 78(3): 276–292.
29. Чернов Ю.И. **Экология и биогеография. Избранные работы.** Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 580 с.
30. Чернов Ю.И., Пенев Л.Д. Биологическое разнообразие и климат. **Успехи современной биологии**, 1993; 113(5): 515–531.
31. Чернов А.В., Кузнецова Н.А., Потапов М.Б. Население коллембол восточноевропейских широколиственных лесов. **Зоолог. журнал**, 2010; 89(5): 559–573.
32. Чернова Н.М. Принципы количественного анализа населения коллембол. В кн.: **Фауна и экология ногохвосток.** Москва: Наука, 1984. С. 29–43.
33. Чернова Н.М., Кузнецова Н.А. Общие особенности структуры населения ногохвосток лесных почв. **Экология микроартропод лесных почв.** Москва: Наука, 1988: 5–52.
34. Шеляг-Сосонко Ю.Р. О конкретной флоре и методе конкретных флор. **Ботан. журнал**, 1980; 65(6): 761–773.
35. Babenko A.B. Collembolan fauna of the Turukhansk territory. **Rus. Entomol. Journ**, 2007; 16(4): 361–383.
36. Babenko A.B., Fjellberg A. **Collembola septentrionale. A catalogue of springtails of the Arctic regions.** Moscow: KMK Scientific Press Ltd, 2006. 190 p.

37. *Bellinger P.F., Christiansen K.A., Janssens F.* 1996–2011. **Checklist of the Collembola of the World** [Electronic resources]. Access mode to doc.: <http://www.collembola.org>
38. *Dányi L., Traser G.* An annotated checklist of the fauna of Hungary (Hexapoda: Collembola). **Opuscula Zoologica**, 2008; 38: 3–82.
39. *Deharveng L., Bedos A.* Factors influencing diversity of soil Collembola in a Tropical Mountain Forest (Doi Inthanon, Northern Thailand)/ In: **Soil biota, nutrient cycling and farming systems**. Boca Raton, Ann Arbor, London, Tokyo: Lewis Publishers, 1993: 91–111.
40. *Ellis W.N.* Autumn fauna of Collembola from Central Crete. **Tijdschrift voor Entomologie**, 1976; 119(8): 221–326.
41. *Fjellberg A.* Collembola from Jan Mayen, Bjørnøya and Hopen with additions to the species list from Spitsbergen. **Fauna norvegica**, 1984; B, 31: 69–76.
42. *Furuno K., Hasegawa M., Hisamatsu M.* et al. List of Collembolan Species Recorded from Japan and their Japanese Names/ **Edaphologia**, 2000; 66: 75–88.
43. *Gama M.M.* Collembolites des Açores. IV. **Bol. Soc. Port. Espeleologia**, 1992; 3: 41–48.
44. *Gama M.M., Sousa J.P., Seabra C., Barrocas H.* Analysis of collembolan communities in High Endemism Areas of Algarve with particular emphasis to endemic or rare species. **Revista de Biologia**, 1998.; 16: 67–86.
45. *Jordana R., Arbea J.I., Ariño A.H.* Catálogo de Colémbolos Ibéricos. Base de datos/ **Publicaciones de Biología de la Universidad de Navarra, Serie Zoológica**, 1990; 21: 1–231.
46. *Penev L.* Large-scale variation in carabid assemblages, with special reference to the local fauna concept. **Annales Zoologici Fennici**, 1996; 33: 49–63.
47. *Penev L.* Concrete biotas – a neglected concept in biogeography? **Global Ecology and Biogeography Letters**, 1997; 6: 91–96.
48. *Skarżyński D.* Springtails (Collembola) of the Karkonosze Mountains (Poland). **Fragmenta faunistica**, 2001; 44: 203–212.
49. *Skarżyński D., Pomorski R.J., Smolis A.* et al. A checklist of the Polish springtails (Insecta: Collembola). **Polish Journ. of Entomol**, 2002; 71: 23–42.
50. *Ulrich W., Fiera C.* Environmental correlates of species richness of European springtails (Hexapoda: Collembola). **Acta Oecologica**, 2009; 35: 45–52.
51. *Weiner W.M.* Collembola of the Pieniny National Park in Poland. **Acta zoologica cracoviensia**, 1981; 25(18): 417–500.

COMPARATIVE ANALYSIS OF COLLEMBOLANFAUNA ON THE TERRITORY OF UKRAINE

I. J. Kaprus'

*State Natural History Museum of NAS of Ukraine, 18, Teatralna St., Lviv 79008, Ukraine
e-mail: i-kaprus@mail.ru*

Study of springtails fauna is conducted in different spatial scale from local to regional. It is suggested to divide the regions study into groups: microregions, mesoregions, macroregions and megaregions, taking into account their area. Due to interchanging of one taxa the spatial gradients of ecological conditions of the Ukraine, high level of general taxonomical diversity of regional, concrete and cenotic collembolanfaunae is provided. A comparative study of zonal springtails faunae confirmed a supposition about possibility of consideration of forest-steppe zone not in composition of the Steppe area arid, but within the limits of Temperate area humid. The concrete collembolanfaunae are better differentiated after quality composition of genera and species, than by their number. The concrete fauna of the Transcarpathian Lowland possesses low similarity with the faunistic complex of Carpathians. It follows to examine its composition in flat faunistic

complex of broad-leaved zone. The rule of the double diminishing of size of collembolan fauna is formulated in the row of *mesoregion (territory of the Ukraine) – microregion (natural zone, mountain country) – locality (local level) – biocenosis*. On the basis of local fauna cluster analysis, two types of faunistic borders in the western part of Ukraine are selected: zonal and regional.

Keywords: biodiversity, Collembola, regional, local and cenotic faunae.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФАУН COLLEMBOLA ТЕРРИТОРИИ УКРАИНЫ

И. Я. Капрусь

Государственный природоведческий музей НАН Украины
ул. Театральная, 18, Львов 79008, Украина
e-mail: i-kaprus@mail.ru

Проведено исследование фауны коллембол в разном пространственном масштабе от локального к региональному. Предложено условно разделять исследованные регионы на группы с учетом их разной площади: мезорегионы, мезорегионы, макрорегионы и мегарегионы. Установлено, что в результате взаимозамени одних таксонов другими в пространственных градиентах экологических условий Украины поддерживается высокий уровень общего таксономического разнообразия региональных, конкретных и ценотичных фаун ногохвосток. В результате сравнительного изучения зональных фаун коллембол подтверждается предположение о возможности рассмотрения лесостепной зоны не в составе аридной Степной области, а в пределах умеренной Широколиственнолесной области. Исследованные конкретные фауны ногохвосток лучше всего дифференцированы по качественному составу родов и видов. Конкретная фауна Закарпатской низменности обнаружила низкое сходство с горно-карпатским комплексом фаун, и ее следует рассматривать в составе равнинного фаунистического комплекса широколиственнолесной зоны. Сформулировано правило двукратного уменьшения объема фауны коллембол при переходе с высшего территориального уровня на низший в ряду *мезорегион (территория Украины) – микрорегион (широтная зона, горная страна) – местность (локальный уровень) – биоценоз*. На основе кластерного анализа локальных фаун ногохвосток выделены два типа фаунистических рубежей на западе Украины: зональные и региональные.

Ключевые слова: биоразнообразие, Collembola, региональная, локальная и ценотическая фауны.

Одержано: 04.10.2011