

УДК 595.7:00.4

## ІСТОРІЯ РОЗВИТКУ ЕКОМОРФОЛОГІЧНОГО АНАЛІЗУ В ЕНТОМОЛОГІЇ

Антонюк К.В., Годунько Р.Й.

*Історія розвитку екоморфологічного аналізу в ентомології.- К.В. Антонюк<sup>1</sup>, Р.Й. Годунько<sup>2</sup> - У статті розглянуті та проаналізовані основні концепції теорії екоморф у ентомології. Підтверджено доцільність використання поняття екоморфи як загальнобіологічної концепції.*

**Ключові слова:** екоморфа, життєва форма, біологічна форма, екологічна ніша, трофічна ніша, біогеоценотичний розподіл, екологічна група

**Адреса:** 1-Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів; e-mail: katerina-antonyuk@yandex.ru; 2-Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів; Інститут ентомології АНЧР, м. Чеське Бездєйовице; e-mail: godunko@seznam.cz

*The history of ecomorphological analysis in the entomology.- Katerina V. Antoniuk<sup>1</sup>, Roman J. Godunko<sup>2</sup>.-The basic concepts of the theory of ecomorphs in entomology are described and analyzed. The advisability of ecomorpha using as a general biological concept is confirmed.*

**Key words:** ecomorpha, life form, biological form, ecological niche, trophic niche, biogeocenotic distribution, environmental group

**Address:** - State Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine, Teatralna 18, 79008 Lviv, Ukraine; e-mail: katerina-antonyuk@yandex.ru; 2 State Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine, Teatralna 18, 79008 Lviv, Ukraine, and Institute of Entomology, Academy of Sciences of the Czech Republic, Branisovska 31, 37005 Ceske Budejovice, Czech Republic; e-mails: godunko@museum.lviv.net; godunko@seznam.cz

### Вступ

Однією з найважливіших сторін еволюції є складний, багатоплановий процес формотворення організмів, який призвів до їхнього структурного різноманіття. Основу цього процесу становить розвиток комплексів адаптацій, які не залежать від генезису (походження) організму, і визначаються у кожному конкретному випадку тільки взаємозв'язком між ним та навколишнім середовищем. Це прояв конвергентної еволюції, котра призводить до появи, у генетично віддалених систематичних групах організмів подібних за сукупністю систем адаптації, тобто подібних екоморф [4].

Вслід за Ю. Г. Алеєвим, ми розглядаємо екоморфу як загальнобіологічне явище, цілісну систему взаємообумовлених еколого-морфологічних адаптацій, котрі визначають загальну конструкцію тіла організму, у відповідності до конкретних напрямів еволюції виду, в умовах конкретного біотопу [2].

У зоологію поняття екоморфи прийшло з ботаніки, де активно розроблялось протягом

усього 19-го століття. Перші спроби класифікації різноманітності габітуальної та морфологічної організації комах з'явилися у той самий час.

У запропонованій роботі вважаємо за доцільне зберегти ті терміни, які використовувалися для позначення екоморф різних груп комах окремими дослідниками, пріоритетним вважаючи, вслід за Ю. Г. Алеєвим, термін екоморфа. Загалом виділяємо кілька груп основних підходів до класифікації екоморф, життєвих форм, біологічних форм, **екологічної та трофічної ніш**, біогеоценотичного розподілу та екологічних груп.

### Результати

Перша група концепцій є найстарішою, та представлена роботою К. Фрідерікса, у котрій наведено визначення життєвої форми, згідно з яким «до однієї і тієї ж життєвої форми належать ті живі організми (види, покоління або стадії розвитку), які живуть у подібних умовах існування та ведуть подібний спосіб життя» [3]. Продовжив розвивати дану концепцію Г. А. Мазохін-Поршняков, який запропонував

екологічну типізацію Lepidoptera, з виокремленням двох пристосувальних категорій: життєвої форми та біологічного типу. Згідно автора: «Перша, заснована на пристосувальних морфо-екологічних ознаках виду і встановлюється за одною з основних особливостей організму, наприклад за характером живлення, переміщення, гідротермічним, світловим реакціям і т. д. Біологічний тип засновується на сукупності і взаємообумовленості біологічних ознак всіх фаз онтогенезу» [43]. Відповідно до цієї схеми, запропоновано класифікацію для справжніх молей (Lepidoptera: Tineidea) [19].

Друга група концепцій присвячена поняттю біологічна форма, що використовується в ентомології, наприклад, для опису внутрішньовидової мінливості: «Біологічні форми – форми, які відрізняються за умовами харчування, відокремлені в природі екологічно та територіально і більшою мірою добре відрізняються морфологічно» [28, 29, 30, 31]. На думку автора, біологічні форми є початковим етапом внутрішньовидової диференціації. Водночас біологічна форма ототожнюється з харчовою формою, оскільки «харчові адаптації легко виникають в одному поколінні під впливом умов харчування, та легко усуваються в наступних поколіннях з віком, до висхідного живлення» [32]. Представлена концепція знайшла широке використання в ентомології [8, 14, 74]. Водночас, Алексеев О. В. вирізняє саме харчову форму, вважаючи, що: «Харчова форма – будь-яка група особин, які відрізняються морфологічно, виокремлення яких зв'язано з харчуванням різними видами рослин» [5]. Автор включив сюди, як «харчові адаптації», так і «фізіологічні адаптації», котрі супроводжуються «як правило, помітними морфологічними змінами».

В основі третьої групи концепцій лежать роботи Д. Н. Кашкарова [25, 26], у яких ним запропоноване використання термінів екологічний тип або життєва форма, що є результатом пристосування до умов місця проживання. За визначенням автора: «Життєва форма характеризує подібні властивості різних за походженням та систематичним положенням організмів, які виникли в результаті пристосування до однакових умов існування». Автор, також вважає, що поняття життєва форма є тотожне «типу пристосування», а тому допускає можливість побудови систем життєвих форм за різними ознаками, оскільки кожен організм являє собою комплекс пристосувань до різних факторів середовища [25, 26]. Г. Я. Бей-Бієнко та Л. Д. Міщенко розвинули даний напрям досліджень відзначаючи, що: «життєва форма організму це сукупність його морфологічних, біологічних, фізіологічних особливостей» [10]. Н. І. Калабухов зробив спробу відобразити різноманіття життєвих

форм, описуючи представників не одного біоценозу, як попередні автори, а різних [21, 22].

Д. А. Криволицкий конкретизував поняття життєва форма та запропонував застосовувати його тільки по відношенню до адаптивних типів: «які виникли серед представників групи досить високого таксономічного рангу, для тих випадків, коли при еволюції за визначеним шляхом спеціалізації у тварин із різних гілок якої-небудь групи, незалежно один від одного виникають подібні морфологічні пристосування для існування в однаковому середовищі» [33, 34]. Також автор здійснив спробу обґрунтувати неможливість зміни життєвих форм в онтогенезі тварин. Даний підхід знайшов своє відображення у класифікаціях життєвих форм, котрі були розроблені для деяких груп Hexapoda: ногохвісток [12, 67, 68, 69, 70], щетинохвісток [23], мурах [6, 7], прямокрилих [9, 10, 20, 47, 55, 61-65, 75-77], цикад [24], чорнотілок [27, 45, 46, 48], стафілінід [54], турунів [11, 85], коваликів [44].

Концепції четвертої групи об'єднують наукові погляди, що ототожнюють життєві форми і таксони природної системи. Основоположником цього напрямку є С. А. Северцов, який вважав, що: «життєва форма – цілісна система морфо-фізіологічних і біоценологічних адаптацій групи генетично більш або менш близьких видів, які набули в процесі еволюції подібний тип використання матеріальних ресурсів визначеного середовища існування» [59].

Представлений погляд послідовно підтримували А. А. Парамонов та М. П. Акімов. Під поняттям життєва форма науковці розуміли визначений тип морфо-фізіологічної організації, відповідний або пристосований до певного біотопу (до усіх його провідних або головних особливостей) [52]. У подальшому ці погляди розвинув Н. П. Наумов, стверджуючи, що життєва форма – екологічна характеристика виду або будь-якої іншої систематичної групи [49]. В ентомології такий підхід представлено у роботі К. В. Скуфьїна, котрий описав життєві форми Tabanidae (Diptera) [60].

П'ята група концепцій – ландшафтно-зональний підхід до розуміння поняття життєвої форми розроблений А. К. Рустамовим, який стверджував, що: «кожній ландшафтній зоні – в широкому біологічному та ландшафтному аспекті у природі, відповідає визначена життєва форма» [58]. Представлений погляд знайшов своє відображення у класифікації деяких груп Hexapoda, зокрема ногохвісток [1, 36, 37] та макрозообентосу [81].

До даної групи концепцій вважаємо доцільним також віднести розподіли комах по вертикальних /зональних зонах/ профілях. Основою цих класифікацій є твердження Н. В. Діліса, що біогеоценологічні горизонти є елементарними і вертикально нероздільними структурами

біогеоценозів, кожна з яких характеризується специфічним складом біценотичних компонентів, які у неї входять [17]. Подібні класифікації були розроблені для декількох фізико-географічних областей колишнього СРСР та різних груп гексапод: для ногохвісток Приморського краю С. К. Стебаєвою та Л. Т. Кутирьовою [39, 40, 66], турунів Закарпатської області В. І. Пономарчуком [53], ентомофауни Кримського Присивашся В. М. Громенком [13], реофільних угруповань європейської частини Росії М. В. Чертопрудом [78, 84], твердокрилих Уссурійського заповідника [38]. Недоліком цього типу робіт є їх спорадичний характер (досліджена не вся ентомофауна, а її окремі елементи для поодиноких районів), що ускладнює аналіз просторових змін спектрів життєвих форм у ширшому градієнті умов. Основний наголос у подібних дослідженнях зроблено на аналіз біотопічного розподілу, без врахування морфологічних особливостей таксонів.

Концепції шостої групи охоплюють роботи в яких представлено різноманітні розподіли комах за відношенням до певних факторів середовища, тобто виділяють окремі екологічні типи. За твердження Р. Віттекера екологічний тип це сукупність екологічно близьких популяцій виду, який пов'язаний з визначеним типом місця існування. Організми, що належать до одного екологічного типу володіють генетично закріпленими анатомо-морфологічними і фізіологічними особливостями, котрих вони набули у результаті тривалого впливу «подібних режимів» екологічних факторів [100]. Такий підхід характерний для робіт К. Каммінса та Р. Меррітта, що присвячені класифікації трофічних груп макрзообентосу [94, 95]. Подібні класифікації створені для наземних [37, 42, 50, 71] та водних комах [41, 79, 80, 82, 83, 101].

До сьомої групи концепцій відносимо роботи у котрих йдеться про екологічну нішу комах. Під даним терміном розуміємо функціональне місце виду в екосистемі, яке визначається його біотичним потенціалом і сукупністю факторів зовнішнього середовища, до яких він пристосований [16]. Дж. Гріннел визначив екологічну нішу, як функціональну роль і положення виду в угрупованні [97]. На сучасному етапі досліджень переважає вживання цього терміну у розумінні «просторова ніша» [51]. Водночас, А. Н. Формозов намагався поєднати поняття екологічної ніші та життєвої форми [72, 73]. Остання, на думку автора, є сукупністю ознак, котрі визначають місце організму у конкретному біоценозі; основними характеристиками життєвої форми є її трофічні зв'язки (тип харчування та місце трофічних ланцюгів), та «пріоритетний гідротермічний режим» [72, 73].

П. М. Рафес, базуючись на концепції А. Н. Формозова, описав життєві форми комах на основі типу харчування та його ярусності (горизонти харчування). Кормова база та трофічна спеціалізація життєвих форм встановлювалась за результатами аналізу трофічної спеціалізації личинок, що дозволило, на думку автора, обґрунтовано підійти також до опису життєвих форм комах-паразитів [57].

Ч. Елтон [96] визначав екологічну нішу, як суму факторів існування виду, основним з яких є його місце у харчовому [96], або трофічному ланцюзі [15]. До згаданої групи робіт слід віднести також наступні [18, 56, 91-94, 98, 99].

Продовженням «нішової» концепції обґрунтування та виділення життєвих форм є дослідження І. Х. Шарової [86-90]. Згідно її визначення 1973 року, життєва форма: «це група організмів на певній фазі онтогенезу, які займають подібні екологічні ніші та володіють комплексом основних адаптивних морфологічних ознак, які визначають їх загальний габітус, і виникли у процесі еволюції під впливом подібних факторів природного добору» [86]. Результатом фундаментальних досліджень у галузі екоморфогенезу, стала чітка та структурована класифікація життєвих форм імаго і личинок турунів (Carabidae) [87, 88, 89, 90].

#### Обговорення

Перша група підходів (концепцій) описує зміну життєвої форми в онтогенезі, розкриваючи найповніше її сутність, як біологічної, адаптаційної системи. Окрім того, перевагою такого підходу є чітке розмежування та водночас, встановлення взаємозв'язку між поняттями біологічної та життєвої форми, що було продемонстровано на прикладі окремих таксонів комах. Використання вище згаданих підходів обмежене з точки зору екоморфологічного аналізу, оскільки унеможливує у майбутньому побудову ієрархічних класифікацій екоморф та аналізу еволюційних трендів адаптогенезу.

У другій групі робіт, фактично, описано феномен внутрішньовидової мінливості. Аналіз концепцій засвідчує, що обговорювані у них поняття біологічної (харчової) форми значно звужують межі їх використання у випадках, коли йдеться про таксони високого рангу і в кінцевому рахунку не сумісні з поняттям екоморфи, нівелюючи його. Крім того згадані поняття є вузькоспеціалізованими, оскільки основний наголос робиться лише на трофічну спеціалізацію таксону і пов'язані з нею адаптації.

Третя група концепцій припускає побудову класифікацій життєвих форм за різними, подекуди неузгодженими та некорелюючими між собою ознаками. В основу поняття екоморфа закладений екологічний (еколого-морфологічний) тип виду. Представлені концепції не

обгрунтовують феномену зміни життєвої форми в онтогенезі, хоч це є однією із найважливіших характеристик організму, оскільки динамічні процеси індивідуального розвитку становлять одну із найістотніших сторін процесу генези живих систем. Кожен організм на будь-якій стадії розвитку представлений конкретною екоморфою, і відповідно цикл розвитку кожного біологічного виду характеризується визначенням спектром екоморф.

Четверта група об'єднує погляди, що ототожнюють життєві форми і таксони природної системи (кожен вид являє собою визначену життєву форму). Однак, вид може бути представлений різними екоморфами, і екоморфа може об'єднувати кілька видів (чи таксонів вищого рангу), котрі можуть бути розміщені у різних (не споріднених) філогенетичних лініях. Таким чином, зводити специфіку екоморфи до специфіки виду, або іншого таксону філогенетичної системи, немає підстав.

П'ята група концепцій презентує ландшафтно-зональний підхід до виділення екоморф. У цьому випадку припускається існування гірських, лісових, степових життєвих форми, тощо. Водночас, слід відзначити, що неможливо дати

однозначну екоморфологічну характеристику таким «групам» тварин, та описати в межах однієї екоморфи «комахи пустелі», «лісових безхребетних», тощо.

Концепції шостої групи характеризують організми, за відношенням до певних факторів середовища, виділяючи окремі екологічні типи. Екоморфа являє собою адаптивну відповідь організму на весь комплекс умов середовища, а поняття екологічного типу відображає тільки один з аспектів цієї відповіді. Тобто, екологічний тип лише частково розкриває поняття екоморфи.

Сьома група концепцій сформована на основі поняття «екологічна ніша», яка за визначенням є місцем організму в екосистемі та харчових ланцюгах. Проте, подібні місця у харчовому ланцюзі, можуть займати організми з різною будовою (конструкцією) тіла. Діапазон цих відмінностей завжди обмежений конкретними (визначеними) функціональними параметрами екологічної ніші, тобто роллю організму в екосистемі. Таким чином, екологічно зумовлена загальна конструкція тіла організму, тобто його екоморфа, в межах однієї екологічної ніші може варіювати.

1. Алейникова М. М. Ландшафтно-екологический обзор фауны почвенных ногохвосток (Collembola) Среднего Поволжья / М. М. Алейникова, Е. Ф. Мартынова // *Redobiologia*. – 1966. – Bd. 6, N. 1. – S. 35-64.
2. Алеев Ю. Г. Жизненная форма как система адаптаций / Ю. Г. Алеев // *Успехи современной биологии*. – 1980. – Т. 99, № 3. – С. 462-477.
3. Алеев Ю. Г. Экоморфология / Ю. Г. Алеев. – К.: Наук. думка, 1986. – 424 с.
4. Алеев Ю. Г. Экоморфология и эволюция / Ю. Г. Алеев // *Журнал общей биологии*. – 1988. – 49, № 1. – С. 27-34.
5. Алексеев А. В. О пищевых формах узкотелой златки *Agrius viridis* (Coleoptera, Buprestidae) / А. В. Алексеев // *Зоологический журнал*. – 1969. – 48, Вып. 1. – С. 85-92.
6. Арнольди К. В. Жизненные формы у муравьев. / К. В. Арнольди // *Докл. АР СССР*, 16 – 1937. – С. 343-345.
7. Арнольди К. В. Зональные зоогеографические и экологические особенности мирменофауны и населения муравьев Русской равнины / К. В. Арнольди // *Зоологический журнал*. – 1968. – 47, Вып. 8. – С. 1155-1178.
8. Басурманова О. К. Биологические формы узкотелой златки (*Agrius Viridis* L.) / О. К. Басурманова // *Зоологический журнал*. – 1958. – Т. 37, Вып. 7. – С. 1039-1046.
9. Бей-Биенко Г. Я. Прямокрылые – Orthoptera и кожистокрылые – Dermaptera / Г. Я. Бей-Биенко // *Животный мир СССР* Т. 3 Зона степей. М.: изд-во АН СССР, 1950. – С. 379-424.
10. Бей-Биенко Г. Я. Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран. Ч. 1. / Г. Я. Бей-Биенко, Л. Д. Мищенко. – М.: изд-во АН СССР, 1951. – 379 с.
11. Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. / М. С. Гиляров. – М.: Изд-во АН СССР, 1949. – С. 7-21.
12. Григорьева Т. Г. Ногохвостки Collembola / Т. Г. Григорьева // *Животный мир СССР*, Зона степей Т. 3. М.: изд-во АН СССР, 1950. – С. 432-437.
13. Громенко В. М. Особенности вертикального распределения фауны солончаковых биогеноценозов Крымского Присивашья / В. М. Громенко, В. Б. Пышкин, А. В. Ивашов // *Ученые записки Таврического национального*

- университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – 2009. Том 22 (61), № 3. – С. 20-28.
14. Данциг Е. М. О биологических формах яблоневой запятовидной щитовки – *Lepidosaphes Ulmi* (L.) (Homoptera, Coccoidea) / Е. М. Данциг // *Зоологический журнал*. – 1959. – Т. 38, Вып. 6. – С. 879-886.
15. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. / П. Джиллер — М.: Мир, 1988. — 184 с.
16. Дедю И. И. Экологический энциклопедический словарь / И. И. Дедю. – К.: Гл. ред. МСЭ. 1990. – 408с.
17. Дылис Н. В. Основы биоценологии / Н.В. Дылис. – М.: Изд-во МГУ, 1978. –С. 25-29.
18. Жаворонкова Т. Н. Некоторые особенности строения жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidea) в связи с характером их питания / Т. Н. Жаворонкова // *Энтомологическое обозрение*. – 1969. – Т. 48, № 4. – С. 729-744.
19. Загуляев А. К. Биологические типы настоящих молей (Lepidoptera, Tineidae) / А. К. Загуляев // *Энтомологическое обозрение*. – 1972. – 51, Вып. 3. – С. 485-497.
20. Зайцев А. И. Морфо-адаптивная и экологическая характеристика *Asiotmethis muricatus muricatus* Pall. (Orthoptera, Acridoidea) / А. И. Зайцев // *Фауна и экология беспозвоночных. Сборник научных трудов. М. МПИ им. В. И. Ленина*, 1979. – С 97-106.
21. Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности «жизненных форм» грызунов лесостепи и степей левобережья Украины и Европейской части РСФСР / Н. И. Калабухов // *Зоологический журнал*. – 1955. – 34, № 4. – С. 735-746.
22. Калабухов Н. И. «Жизненные формы» грызунов песчаных и глинистых пустынь Туркмении / Н. И. Калабухов, О. Н. Нургельдыев, Г. Н. Скворцов // *Зоологический журнал*. – 1958. – Т. 37, Вып. 3. – С. 321-343.
23. Каплин В. Г. Сравнительная эколого-морфологическая характеристика щетинохвосток сем. *Lepismatidae* (Thysanura) Восточных Каракумов / В. Г. Каплин // *Энтомологическое обозрение*. – 1977. – Т. 56, № 2. – С. 334-351.
24. Каплин В. Г. Жизненные формы открытоживущих цикадовых (Homoptera, Cicadinea) Каракумов / В. Г. Каплин // *Журнал общей биологии*. – 1986. – 37, №5. – С. 667-677.

25. Кашкаров Д. Н. Середина и сообщество (Основы синэкологии) / Д. Н. Кашкаров – М.: ГМИ, 1933. – С. 118-128.
26. Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных / Д. Н. Кашкаров – Л.: Учпедгиз, 1944. – 383 с.
27. Келейникова С. П. О личиночных типах чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Палеарктики / С. П. Келейникова // Энтомологическое обозрение. – 1963. – 43, № 3. – С. 539-547.
28. Кожанчиков И. В. Совки (подсем. Agrotinae). Фауна СССР / И. В. Кожанчиков – Т. 13, Вып. 3. М.: Изд-во АН СССР, 1937. – 675 с.
29. Кожанчиков И. В. Волянки (Orgyidae). Фауна СССР / И. В. Кожанчиков – Т. 12, М.: Изд-во АН СССР, 1950. – 583 с.
30. Кожанчиков И. В. Чехлоноссы-мешечницы (сем. Psychsdae). Фауна СССР / И. В. Кожанчиков – Т. 3, Вып. 2, М.: Изд-во АН СССР – 1956 а. – 519 с.
31. Кожанчиков И. В. К познанию биологических форм и биологических видов у насекомых / И. В. Кожанчиков // Зоологический журнал. – 1956б. – Т. 35, Вып. 5. – С. 633-651.
32. Кожанчиков И. В. Методы исследования экологии насекомых / И. В. Кожанчиков – Изд-во «Высшая школа» М.: 1961. С. 3-284.
33. Кривоуцкий Д. А. Морфо-экологические типы панцирных клещей (Acariiformes, Oribatei) / Д. А. Кривоуцкий // Зоологический журнал. – 1965. – Т. 344, Вып. 8. – С. 1176-1188.
34. Кривоуцкий Д. А. Понятие «жизненная форма» в экологии животных / Д. А. Кривоуцкий // Журнал общей биологии. – 1967. – 28, № 2. – С. 153-162.
35. Кривошеина Н. П. О некоторых морфо-экологических типах почвенных личинок двукрылых (Diptera) / Н. П. Кривошеина // Журнал общей биологии. – 1959. – 20, №5. – С. 405-409.
36. Кузнецова Н. А. Типы населения коллембол в хвойных лесах европейской части СССР / Н. А. Кузнецова // Экология микроартропод лесных почв – М.: Наука, 1988. – С. 24-52.
37. Кузнецова Н. А. Биотические группы коллембол (Collembola) в подзоне широколиственно-хвойных лесов Восточной Европы / Н. А. Кузнецова // Зоологический журнал. – 2002. – 81, Вып. 3. – С. 306-315.
38. Куприн А. В. Особенности вертикального распределения жесткокрылых (Coleoptera) в долинных лесах Уссурийского заповедника / А. В. Куприн, А. С. Шабалин // Чтения памяти А. И. Куренцова. Вып. 23. Владивосток: Дальнаука, 2012. – С. 145-156.
39. Кутырева Л. Т. Динамика численности и вертикальное распределение доминирующих видов ногохвосток в условиях южного Приморья / Л. Т. Кутырева // Сб.: Проблемы почвенной зоологии. Из-во «Наука и техника», Минск: 1978. – С. 132-133.
40. Кутырева Л. Т. Фауна и население коллембол в почвах елово-широколиственных лесов южного Приморья / Л. Т. Кутырева // Фауна и экология беспозвоночных. Сборник научных трудов. М. МПИ им. В. И. Ленина, 1979. – С. 53-60.
41. Леванидова И. М. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего востока СССР / И. М. Леванидова – Ленинград «Наука», 1982. – С. 100-102.
42. Мазохин-Поршняков Г. А. Опыт экологической системы дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) / Г. Я. Мазохин-Поршняков // Зоологический журнал. – 1952. – Т. 31, Вып. 2. – С. 202-212.
43. Мазохин-Поршняков Г. А. Основные приспособительные типы чешуекрылых (Lepidoptera) / Г. Я. Мазохин-Поршняков // Зоологический журнал. – 1954. – Т. 33, Вып. 4. – С. 822-841.
44. Медведев А. А. Жуки-щелкуны Северо-востока России / А. А. Медведев // Жуки-щелкуны. Т. VIII, ч. 1. – СПб.: Наука, 2005. – С. 15-18.
45. Медведев Г. С. Определитель жуков-чернотелок Туркменистана / Г. С. Медведев, М. Г. Носов – А.: 1985. – 180 с.
46. Медведев Г. С. Определитель жуков-чернотелок Монголии / Г. С. Медведев // АН СССР. Труды зоологического института Л.: 1990. – Т. 220. С. 28-30.
47. Медведев С. И. Особенности распространения некоторых экологических форм насекомых в различных ландшафтно-географических зонах Украины / С. И. Медведев // Зоологический журнал. – 1954. – Т. 33, Вып. 6. – С. 1245-1263.
48. Набоженко М. В. Ландшафтно-экологическая характеристика и общие закономерности распределения жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) на юге России / М. В. Набоженко // Известия Харьковского энтомологического общества. – 1999. – Т. 7, Вып. 2. – С. 40-54.
49. Наумов Н. П. Экология животных / Н. П. Наумов – М.: Сов. наука, 1955. – 533 с.
50. Никритин Л. М. Морфологические типы приспособления к жизни в песках у различных групп Arhrodinae (Coleoptera, Scarabaeidae) / Л. М. Никритин // Зоологический журнал. – 1975. – Т. 54, Вып. 5. – С. 1099-1100.
51. Одум Ю. Экология: В 2-х т. – Пер. с англ. – М.: Мир, 1986. Т. 1. – 328 с. Т. 2. – 376 с.
52. Парамонов А. А. Курс дарвинизма / А. А. Парамонов – М.: Сов. наука, 1945. – 432 с.
53. Пономарчук В. И. О вертикальном распределении жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Закарпатской области / В. И. Пономарчук // Зоологический журнал. – 1963. – Т. 32, Вып. 10. – С. 1485-1493.
54. Потоцкая В. А. Морфо-экологические типы личинок Staphylinidae (Coleoptera) / В. А. Потоцкая // Зоологический журнал. – 1971. – Т. 50, Вып. 11. – С. 1665-1673.
55. Правдин Ф. Н. Экологическая география ортоптеронидных насекомых Средней Азии / Ф. Н. Правдин – М.: Наука, 1978, С. 5-26.
56. Пучков В. Г. Основные трофические группы растительноядных полужесткокрылых насекомых и изменение характера их питания в процессе развития / В. Г. Пучков // Зоологический журнал. – 1956. – Т. 35, Вып. 1. – С. 32-44.
57. Рафес П. М. О жизненных формах насекомых, обитающих на Нарынских песках полупустынного Заволжья / П. М. Рафес // Энтомологическое обозрение. – 1959. – Т. 38, вып. 1. – С. 18-31.
58. Рустамов А. К. К вопросу о понятии «жизненная форма» в экологии животных / А. К. Рустамов // Зоологический журнал. – 1955. – 34, № 4. – С. 710-719.
59. Северцов С. А. Дарвинизм и экология. / С. А. Северцов // Зоологический журнал. – 1937. – Т. 16, Вып. 4. – С. 591-613.
60. Скуфьин К. В. Жизненные формы и ландшафтно-экологические типы слепней (Tabanidae, Diptera) / К. В. Скуфьин // Зоологический журнал. – 1963. – Т. 32, Вып. 4. – С. 574-580.
61. Стебаев И. В. Жизненные формы и половой диморфизм саранчовых Тувы и юго-восточного Алтая / И. В. Стебаев // Зоологический журнал. – 1970. – 50, № 3. – С. 325-337.
62. Стебаев И. В. Особенности поведения саранчовых разных жизненных форм из степей и полупустынь Тувы 1 / И. В. Стебаев, С. И. Никитина // Зоологический журнал. – 1975а. – Т. 54, Вып. 5. – С. 688-700.
63. Стебаев И. В. Особенности поведения саранчовых разных жизненных форм из степей и полупустынь Тувы 2 / И. В. Стебаев, С. И. Никитина // Зоологический журнал. – 1975б. – Т. 54, Вып. 9. – С. 1326-1339.
64. Стебаев И. В. Особенности поведения саранчовых разных жизненных форм из степей и полупустынь Тувы 3 / И. В. Стебаев, С. И. Никитина // Зоологический журнал. – 1976. – Т. 55, Вып. 5. – С. 715-720.
65. Стебаев И. В. Морфоадаптогенез саранчовых и система их жизненных форм / И. В. Стебаев // Журнал общей биологии. – 1987. – 48, № 5. – С. 626-639.
66. Стебаева С. К. Экологическая характеристика ногохвосток (Collembola) населяющих почвы северной Барабы / С. К. Стебаева // Зоологический журнал. – 1966. – 48, № 8. – С. 1144-1157.
67. Стебаева С. К. Морфологические критерии жизненных форм ногохвосток и их система / С. К. Стебаева // Проблемы почвенной зоологии: Материалы 3-го Всесоюз. совещ., Казань: Наука, 1969., С. 152-153.
68. Стебаева С. К. Жизненные формы ногохвосток (Collembola) / С. К. Стебаева // Зоологический журнал. – 1970. – 49, № 10. – С. 1434-1455.
69. Стебаева С. К. Резистентность ногохвосток (Collembola) различных жизненных форм к сухости / С. К. Стебаева // Зоологический журнал. – 1975. – Т. 54, Вып. 11. – С. 1609-1617.

70. Стебаева С. К. Отношения ногохвосток (Collembola) различных жизненных форм к градиенту температур / С. К. Стебаева, Т. И. Сухова, Д. Ю. Щербаков // Зоологический журнал. – 1977. – Т. 56, Вып. 7. – С. 1021-1031.
71. Феоктистов В. Ф. Комплексы жужалец в фитоценологических рядах Мордовского заповедника / В. Ф. Феоктистов // Фауна и экология беспозвоночных. Сборник научных трудов. М.: МПИ им. В. И. Ленина, 1979., С. 26-40.
72. Формозов А. Н. Животный мир / А. Н. Формозов – Казахстан: Общая физико-географическая характеристика. М.; Л.: Наука, 1950., С. 346-473.
73. Формозов А. Н. Биологические формы животных в аридных и полуаридных областях Средней и Центральной Азии / А. Н. Формозов – Вопросы географии. М. – Л.: Изд-во А, 1956., С. 238-248.
74. Фролов А. Н. Проблемы биологических форм растительноядных насекомых в связи с пищевой специализацией / А. Н. Фролов // Журнал общей биологии. – 1987. – 48, №24. – С. 222-229.
75. Черняховский М. Е. Морфо-функциональные особенности жизненных форм саранчовых. / М. Е. Черняховский Афтореф. Дысс., МГПИ, М.: 1968а, С. 1.-16.
76. Черняховский М. Е. Строение кутикулы саранчовых в зависимости от условий мест обитания и ритма развития / М. Е. Черняховский. // Журнал общей биологии. – 1968б. – 29, № 4. – С. 463-469.
77. Черняховский М. Е. Типы питания и структуры у различных жизненных форм саранчовых (Acridoidea) / М. Е. Черняховский // Зоологический журнал. – 1970. – 47, № 2. – С. 238-248.
78. Чертопруд М. В. Пространственная структура сообщества литореофильного макробентоса (на примере ручья в Московской области) / М. В. Чертопруд, Е. С. Чертопруд // Журнал общей биологии, 2004. – Т. 65, №6. С. 480-489.
79. Чертопруд М. В. Анализ жизненных форм реофильного макробентоса: новый подход к классификации сообществ / М. В. Чертопруд // Журнал общей биологии, 2006 а. – Т. 67, №3. С. 190-197.
80. Чертопруд М. В. Родниковые сообщества макробентоса Московской области. / М. В. Чертопруд // Журнал общей биологии, 2006 б. – Т. 67, №5. С. 376-384.
81. Чертопруд М. В. Биогеография реофильного макрозообентоса юго-восточной Европы / М. В. Чертопруд, К. В. Песков // Журнал общей биологии, 2007. – Т. 68, № 1. С. 52-63.
82. Чертопруд М. В. Структурная изменчивость литореофильных сообществ макробентоса / М. В. Чертопруд // Журнал общей биологии, 2007. – Т. 68, №6. С. 424-434.
83. Чертопруд М. В. Биогеографическое районирование пресных вод Евразии по фауне макрозообентоса / М. В. Чертопруд // Журнал общей биологии, 2010. – Т. 71, №2. С. 144-162.
84. Чертопруд М. В. Разнообразие и классификация реофильных сообществ макробентоса средней полосы европейской России / М. В. Чертопруд // Журнал общей биологии, 2011. – Т. 72, №1. С. 51-73.
85. Шарова И. Х. Морфо-экологические типы личинок жужалец (Carabidea) / И. Х. Шарова // Зоологический журнал. – 1960. – 39, № 5. – С. 691-707.
86. Шарова И. Х. Жизненные формы и значение конвергенций и параллелизмов в их классификации / И. Х. Шарова // Журнал общей биологии. – 1973. – 34, № 4. – С. 563-570.
87. Шарова И. Х. Жизненные формы имаго жужалец (Coleoptera, Carabidae) / И. Х. Шарова // Зоологический журнал. – 1974. – 43, № 15. – С. 692-709.
88. Шарова И. Х. Эволюция жизненных форм имаго жужалец (Coleoptera, Carabidae) / И. Х. Шарова // Зоологический журнал. – 1975. – Т. 54, Вып. 1. – С. 49-67.
89. Шарова И. Х. Спектры жизненных форм жужалец подзоны широколиственно-еловых лесов. / И. Х. Шарова // Фауна и экология беспозвоночных. Сборник научных трудов. М.: МПИ им. В. И. Ленина, 1979. – С. 3-14.
90. Шарова И. Х. Жизненные формы жужалец (Coleoptera, Carabidae) / И. Х. Шарова – М.: Наука – 1981 – 361с.
91. Anderson N. H. Carnivore by an aquatic detritivore, *Clistronia magnifica* (Trichoptera: Limnephilidae) / N. H. Anderson // Ecology – 1976 – 57, P. 1081-1085.
92. Anderson N. H. Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems / N. H. Anderson, J. R. Sedell // Annual Review of Entomology. – 1979. – № 24 – P. 351-377.
93. The role of aquatic invertebrates in processing of wood debris in coniferous forest streams / Anderson N. H., Sedell J. R., Roberts L. M., Triska F. J. American Midland Naturalist 100, 1978. – P. 64-82.
94. Cummins K. W. Trophic relations in aquatic insects / K. W. Cummins // Ann. Rev. Entomol. – 1973. – Vol. 8. – P. 183-206.
95. Cummins K.W. Life history and growth pattern of *Paratendipes albimanus* in a Michigan headwater stream / K. W. Cummins, G. M. Ward // Ann. Ent. Soc. Am. – 1978. – № 71. – P. 272-284.
96. Elton Charles Animal ecology /Elton Ch. – New York: The Macmillan company, 1927 – P. 67-78.
97. Grinnell J. The niche-relationships of the California Thrasher / J. Grinnell – Auk 34, 1917 – P. 427-433.
98. The river continuum concept / Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W., Sedell J. R., Gushing C. E., Can. J. – Fish. Aquat. Sci. 37. – P. 130-137.
99. Waters T. F. Long-term trout production dynamics in Valley Creek, Minnesota / T. F. Waters. – Transactions of the American Fisheries Society 128, 1999. – P. 1151-1162.
100. Whittaker R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California / R. H. Whittaker. – Ecol. Monogr. 30, 1960. – P. 279-338.
101. Wilzbach M. A. Influence of habitat manipulations on interactions between cutthroat trout and invertebrate drift / M. A. Wilzbach, K. W. Cummins, J. D. Hall // Ecology. 1986. – № 67 – P. 898-911.

Отримано: 11 березня 2013 р.

Прийнято до друку: 12 вересня 2013 р.