

УДК 595.7+591.5

## ЛАНДШАФТНО-ЗОНАЛЬНІ ТА РЕГІОНАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ ФАУНІСТИЧНИХ КОМПЛЕКСІВ COLLEMBOLA НА ТЕРИТОРІЇ УКРАЇНИ

І.Я. Капрусь

*Ландшафтно-зональні й регіональні особливості фауністичних комплексів Collembola на території України. - І.Я. Капрусь. – В результаті вивчення територіальної диференціації індивідуальних фаун Collembola встановлено, що вищі таксони цих безхребетних тварин (рід, родина, ряд) володіють різним адаптивним потенціалом в освоєнні певних широтних зон і гірських регіонів території України, який обумовлений, насамперед, еволюційними причинами (адаптаційногенетичними, фауногенетичними, філогенетичною просунутістю таксону, преадаптованістю). Існує прямий зв'язок рівня філогенетичної просунутості родин і їх еколого-адаптивних можливостей в освоєнні певних типів середовища у межах досліджених природних зон і гірських країн. На основі даних про географічне поширення видів колембол на території України виділено сім груп видів, які об'єднуються у чотири комплекси: "степовий", "лісовий", "полізонльний" і "азональний" або "монтанний".*

**Ключові слова:** макроекологія, Collembola, поширення таксонів.

**Адреса:** Державний природознавчий музей НАН України, вул. Театральна 18, Львів, 79008, Україна. E-mail: [i-kaprus@mail.ru](mailto:i-kaprus@mail.ru)

*Zonal-landscape and regional features of Collembola faunistic complexes on the territory of Ukraine. – I.J. Kaprus'. – Territorial differentiation of individual faunae of Collembola on the territory of Ukraine was studied. Taxa superspecies of these invertebrate animals (genus, family, order) have different adaptive potential in mastering of certain latitudinal zones and mountain regions of territory of the Ukraine, which is conditioned, above all things, by evolutionary reasons (adaptogenesis, faunogenesis, phylogenetic advanced of taxon, preadaptability). There is direct connection of advanced phylogenetic level of families and them ecological-adaptive possibilities in mastering of certain types of environmental conditions within the limits of investigated latitude zones and mountain countries. Seven groups of species which unite in four complexes was selected ("steppe", "forest", "polizonal" and "azonal" or "mountain") on the basis of information about geographical distribution of springtails on the territory of Ukraine.*

**Key words:** macroecology, Collembola, taxa distribution.

**Address:** State Natural History Museum of NAS of Ukraine, Teatral'na st. 18, L'viv, 79008, Ukraine. E-mail: [i-kaprus@mail.ru](mailto:i-kaprus@mail.ru)

### Вступ

Традиційно вважалося, що серед ногохвісток (Collembola) більшість видів мають високу екологічну пластичність і як наслідок широке географічне поширення, що мало залежить від широтно-зональних меж. Однак, в останні роки з'явилася низка праць, які свідчать про те, що для колембол характерні не тільки вузькі діапазони поширення, але й досить тісні екологічні зв'язки із середовищем [1, 2, 8, 9, 10, 12]. Окремі автори стверджують, що на прикладі ногохвісток можуть бути проілюстровані практично усі описані в літературі особливості ландшафтно-зонального поширення біотаксонів, і що це далеко не одновекторний процес зменшення або зростання параметрів різноманіття [2, 19]. Крім того вони наголошують на важливості вивчення змін систематичної структури класу колембол в широтних і висотних градієнтах умов.

Як відмічено нами раніше [8, 9], просторове варіювання параметрів різноманіття багатьох груп ґрунтових тварин у макрогеографічному масштабі зв'язане, насамперед, із широтно-зональними і регіональними особливостями диференціації компонентів природи. У зв'язку із цим, актуальною задачею є виявлення зональних груп таксонів або, інакше кажучи, вивчення проблеми зонального ендемізму. Стосовно колембол території Арктики ця проблема детально досліджена А.Б. Бабенко [1, 2]. Однак, для ногохвісток природних зон помірного поясу вона залишається мало вивченою. Лише для лісостепової зони Євразії М.В. Таращук [15, 17, 28] провела порівняльний аналіз таксономічної структури фаун колембол у межах окремих провінцій і встановила, що у меридіональному напрямку із заходу на схід відбувається значне збіднення фауністичних комплексів. Крім того, для вивчення колембол лісостепової зони України вона уперше

застосовала ландшафтно-зональний підхід [16, 18], запропонований раніше Ю.І. Черновим [19]. На основі аналізу біотопного розподілу видів М.В. Таращук виділила за літературними даними так зване “зональне фауністичне ядро”, представлене 18 формами і результатами власних досліджень – “зональний лісостеповий комплекс”, до складу якого входить 10 видів. Однак, на підставі найновіших літературних даних [10] серед 18 форм ногохвісток “зонального фауністичного ядра” жодна не є обмежена у своєму поширенні границями лісостепу, а для частини таксонів “зонального лісостепового комплексу” не відома конкретна видова належність (наприклад, комплекси видів “*Mesaphorura krausbaueri*” і “*Stenaphorura quadrispina*”, а також *M. gr. sylvatica*, *M. cf. hygrophila*, ?*Protaphogura prolata*).

У літературі можна також знайти окремі дані щодо видових комплексів зони мішаних лісів Східної Європи [11, 12, 21] та степової зони Євразії [7, 14, 15-17, 24, 28]. Зокрема, для степової зони присутня загальна інформація про зональні, екстра- та інтразональні комплекси видів, але вона дуже часто є протирічивою щодо більшості таксонів. Тому, виходячи із наявної на сьогодні літератури, важко віднести окремі види колембол до певного зонального чи азонального комплексу і наявні дані вимагають критичного аналізу. Саме для цього необхідно провести порівняльний аналіз колембологічних даних, отриманих на території різних природних зон помірного поясу. На це, зрештою, наголошують і самі автори досліджень. Тому, метою нашої роботи було вивчення територіальної диференціації фаун колембол у межах гірських країн і широтних зон України в результаті узагальнення власних польових матеріалів та усіх наявних у літературі даних.

#### **Методологічні аспекти роботи**

Проведена робота ґрунтується на матеріалі *Collembola*, який зібраний автором особисто протягом 1986-2010 років в чотирьох природних зонах і двох гірських країнах у межах території України. Вивчений матеріал характеризує широтний градієнт природних умов від різних варіантів степів через лісостеп і широколистяні ліси до мішаних лісів. У гірських країнах Карпат і Криму досліджено колембол у висотному градієнті екологічних умов. Більшість досліджених районів (локалітетів) репрезентують конкретну фауну, а зібрані в них еколого-фауністичні дані можна екстраполювати на крупніші територіальні виділи. Крім власного польового матеріалу для аналізу використовували також усі наявні в літературі фауністичні дані щодо колембол, опубліковані за 150-річний період вивчення цієї групи ґрунтових тварин [10].

У кожній природній зоні на території 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 і ранньовесняні місяці. Враховуючи особливості фізико-географічної диференціації ландшафтно-оболонки, нами досліджені різні типи зональних угруповань, які розвинені на плакорі і найкраще відображають умови місцевого мікроклімату, а також інтра- та екстразональних – які представляють різні варіанти відхилення від зональних екологічних умов. Для Українських Карпат досліджено колембол у п'яти висотних поясах рослинності, а в Кримських горах – чотирьох поясах рослинності і на пляжах.

Облік колембол проводили за допомогою методу відбирання ґрунтових проб розміром 5x5x10 або 10x10x10 см<sup>3</sup> у 15-60 – кратній повторності для кожного біотопу згідно загальноприйнятих методик ґрунтово-зоологічних досліджень [13]. Більший об'єм проб відповідав меншій їх кількості. Виділення матеріалу відбувалося на термо-фотоелектродах. Усі проби відібрані до глибини 10 см, оскільки у цій ґрунтовій товщі концентрується до 95% населення колембол. Ногохвістки були визначені за допомогою сучасної мікроскопічної техніки і найновіших ідентифікаційних ключів. У кожному із досліджених біотопів кількісні дані були доповнені якісними матеріалами, зібраними за допомогою методів візуального збору, косіння ентомологічним сачком, ґрунтових пасток і флотації. Загалом досліджено близько 2600 ґрунтових проб, з яких виділено та ідентифіковано понад 300 тис. особин ногохвісток, а також додатково вивчено 50 тис. особин за матеріалами якісних колекцій.

Для оцінки адаптивного потенціалу родин нами запропоновано показник AP, який обчислюється за формулою:  $AP = \ln(G \times S + 1) \times PSg$ , де  $G$  – загальна кількість родів,  $S$  – загальна кількість видів,  $PSg$  – індекс потенційної спеціалізації родів (оцінює середнє багатство біоморф на один рід у родині).

Порівняльний аналіз матеріалу здійснювали на основі таких літературних джерел як “Каталог колембол і протур України” [10], а також спеціальної інформації з електронного вебсайту “Checklist of world Collembola” [23].

#### **Результати досліджень та обговорення**

**Еколого-адаптивний потенціал надвидових таксонів.** На підставі проведених досліджень встановлено, що більшість родин колембол демонструють підвищену адаптивну радіацію на рівні видів, родів та життєвих форм в одних природних зонах і зниження цих

показників різноманіття в інших (таблиця 1). Найбільш показовими у цьому відношенні за показником адаптивного потенціалу (AP) є *Odontellidae*, *Tullbergiidae*, *Paronellidae*, *Sminthuridae* і *Hypogastruridae*. Цей показник надає більшу вагу екоморфологічному різноманіттю у роді, порівняно із видовим чи родовим різноманіттям. Родина *Odontellidae* демонструє найвищий адаптивний потенціал у зонах широколистяних лісів, лісостепу і степу, *Tullbergiidae*, *Paronellidae* і *Sminthuridae* – степовій зоні. Причому, різноманіття видів одонтеллід різко знижується у степовій зоні порівняно із широколистяно-ліською і навіть лісостеповою за рахунок випадання крупного, загалом гумідного роду *Superodontella* і заміну його кількома представниками аридного роду *Axenyllodes*. Родина *Hypogastruridae*, навпаки, демонструє тенденцію до зростання показника адаптивного потенціалу лише у гірських регіонах разом із прилеглими до них територіями і помітного його зниження на рівнині.

Натомість, родини *Entomobryidae*, *Isotomidae*, *Neanuridae* і *Onychiuridae* зберігають високі показники AP (вище 3-4 одиниць) на усій або більшій частині території України. Зокрема, родини *Entomobryidae* і *Isotomidae* мають високий адаптивний потенціал на усій території України, однаково як у горах так і на рівнині. Тоді як, у двох інших родин спостерігається помітне зниження його у мішано-лісовій зоні. Такі вибіркові ландшафтно-зональні переваги родин, очевидно, можна пояснити не тільки екологічними, але й історичними причинами. Високе різноманіття одонтеллід обумовлене, насамперед, представниками роду *Superodontella*, які зв'язані із широколистяними лісами і очевидно проникли на захід України разом із неморальною рослинністю із Південної Європи у плейстоцені. Згодом, у результаті адаптивної радіації предкових форм утворилася низка місцевих видів, що поширені сьогодні на територіях Поділля і Карпат [6, 25]. Аналогічно деякі представники родин тульбергїд, паронеллід, ентомобриїд, смінтурїд і ін., що приурочені сьогодні до степових умов або едафотопів під ксеротермофітною рослинністю України, могли проникнути на цю територію під час аридизації клімату в голоценовий період із південних регіонів Євразії.

Загалом зміни систематичної структури зональних і гірських фаун колембол території України мають широтно-зональний характер, оскільки географічне поширення таксонів різного рангу визначають не тільки історичні фактори, але й різні екологічні рубежі. Тому, у широтно-зональних рядах території досліджень з півдня на північ нами відмічені індивідуальні тренди окремих родин щодо їх наповненості

видами (рис. 1). Причому, відносні показники видового багатства родин у більшості випадків краще ніж абсолютні відображають широтно-зональні зміни таксономічної структури фаун. В окремих випадках встановлені тенденції є дещо розмитими у зв'язку із нерівномірним вивченням зональних і гірських фаун України. Незважаючи на це, можна виділити три типи тенденцій родин щодо їх відносної представленості видами у зональних фаунах вздовж широтного градієнту умов від степу до мішаних лісів: 1) родини, частка яких зростає (*Hypogastruridae*), 2) родини, частка яких знижується (*Tullbergiidae*, *Oncopoduridae* + *Paronellidae*), 3) родини, частка яких досягає максимуму в одній або двох природних зонах, знижуючись у південному або північному напрямках (*Bourletiellidae*, *Entomobryidae*, *Isotomidae*, *Onychiuridae*, *Odontellidae*, *Neanuridae*, *Bourletiellidae*, *Arrhopalitidae*, *Dicyrtomidae* і *Symphyleona* разом). Окремо виділяються родини, частка яких помітно зростає в гірських регіонах порівняно з рівнинними (*Neanuridae*, *Arrhopalitidae*, *Isotomidae*). Лише дві родини (*Brachystomellidae*, *Oncopoduridae*) характеризуються відносно однаковою та разом із тим низьким рівнем таксономічного багатства в усіх природних зонах і гірських регіонах території України. У досліджених фаунах вони представлені всього одним родом та одним або двома видами. Представники *Sminthuridae* преферують переважно інтразональні біотопи, тому їхні рівні різноманіття також залишаються подібними вздовж дослідженого градієнту зональних умов, але є значно вищими ніж у попередніх двох родин. Одна із причин різної спрямованості трендів різноманіття родин ногохвісток зв'язана із відмінним рівнем їх еволюційної просунутості [8, 9]. Зональні і гірські фауни колембол території України розрізняються не тільки за співвідношенням окремих родин, але і за представленістю родів (таблиця 2). У динаміці змін їх складу і наповненості видами відстежуються зональні та регіональні закономірності. Зокрема, тільки у степовій зоні відмічені представники родів *Jasenikia*, *Marcuzziella* і *Pseudofolsomia*, у широколистянолісовій – *Odontellina* і *Karlstejnina*, Кримських горах – *Uzelia*, *Scutisotoma*, *Taurogastrura* і *Strenzketoma*, Українських Карпатах – *Deharvengiurus* і *Bilobella*. Крім того нами відмічено зростання видового різноманіття окремих родів в одних зональних чи гірських умовах України і зниження їх видової насиченості в інших. Підвищений адаптивний потенціал на території степової зони мають 18 родів, лісостепової – 16, широколистянолісової – 19, Кримських гір – 5 і Карпат – 15 (таблиця 2).

Таблиця 1. Показники таксономічного багатства та адаптивного потенціалу деяких родин колембол у зональних і гірських фаунах України

Table 1. Indexes of taxonomical richness and adaptive potential of some Collembola families in zonal and mountain faunae of the Ukraine

Родина	КГ			СЗ			Л-СЗ			ЗШЛ			ЗМЛ			УК			ΣG
	G	S	AR	G	S	AR	G	S	AR	G	S	AR	G	S	AR	G	S	AR	
Нупogastruridae	10	22	3,8	7	33	2,7	7	31	2,7	9	36	3,5	7	21	3,0	8	38	3,4	43
Odontellidae	2	3	1,6	4	7	3,0	5	9	3,1	5	10	3,1	–	–	–	2	9	1,8	13
Brachystomellidae	1	1	0,6	1	2	0,5	1	2	0,5	1	2	0,5	1	1	0,6	1	1	0,6	18
Neanuridae	9	21	4,2	9	20	4,7	10	25	4,4	11	33	4,1	7	12	3,6	11	38	4,2	165
Onychiuridae	7	20	4,0	10	27	4,5	8	24	4,2	16	31	5,0	4	11	2,7	11	32	4,1	50
Tullbergiidae	5	13	2,9	9	27	3,8	5	15	3,0	7	18	3,4	3	8	2,3	3	8	2,2	32
Isotomidae	21	41	4,7	23	68	5,1	15	49	4,6	19	54	5,5	14	32	4,8	18	68	5,0	105
Tomoceridae	3	5	2,2	1	2	0,5	2	5	1,0	3	6	1,8	2	5	1,0	3	6	1,8	16
Entomobryidae	9	35	3,5	11	53	3,8	8	55	3,0	9	52	3,6	7	38	3,3	7	44	3,4	71
Paronellidae	1	1	0,7	2	6	1,5	1	3	0,4	1	3	0,4	–	–	–	1	2	0,5	36
Neelidae	2	2	1,6	1	2	0,6	3	4	2,1	3	3	2,3	1	1	0,7	3	4	2,1	5
Sminthurididae	2	5	1,4	2	4	1,1	3	9	1,3	2	7	1,6	3	7	2,2	3	6	2,4	10
Katiannidae	1	6	0,4	2	11	1,9	2	7	1,6	2	8	1,7	1	4	0,5	1	6	0,4	20
Arrhopalitidae	2	13	1,0	2	5	1,4	2	8	1,1	2	10	0,9	1	1	0,7	2	13	0,7	2
Sminthuridae	5	7	3,2	7	12	4,0	5	9	3,1	5	8	3,0	5	6	3,1	5	8	3,3	29
Bourletiellidae	3	5	2,2	5	10	3,1	5	11	3,6	4	11	3,0	3	5	2,8	2	4	1,8	36
Dicyrtomidae	3	6	1,8	2	4	1,5	3	9	1,7	3	9	1,7	3	5	2,2	3	6	1,8	8

Примітка. КГ – Кримські гори, СЗ – степова зона, Л-СЗ – лісостепова зона, ЗШЛ – зона широколистяних лісів, ЗМЛ – зона мішаних лісів, УК – Українські Карпати, S – кількість видів, G – кількість родів, AP - показник адаптивного потенціалу, ΣG – загальна кількість родів світової фауни.

Такі роди як *Entomobrya*, *Folsomides*, *Protaphorura*, *Mesaphorura*, *Pseudosinella*, *Xenylla*, *Orchesella*, *Ceratophysella* і ін. демонструють високі показники видового багатства одразу в кількох природних зонах. Причому, частина з них (*Entomobrya*, *Protaphorura*, *Mesaphorura*) може заселяти досить широкий спектр зональних та інтразональних біотопів, інша частина (*Folsomides*, *Orchesella*, *Cryptopygus*), навпаки, зберігає “вірність” лише певним стаціям. Натомість роди *Friesea*, *Arrhopalites*, *Pygmarrhopalites*, *Mucrella* проявляють тенденцію до зростання видового різноманіття лише у гірських регіонах України і помітного зниження адаптивного потенціалу на рівнині.

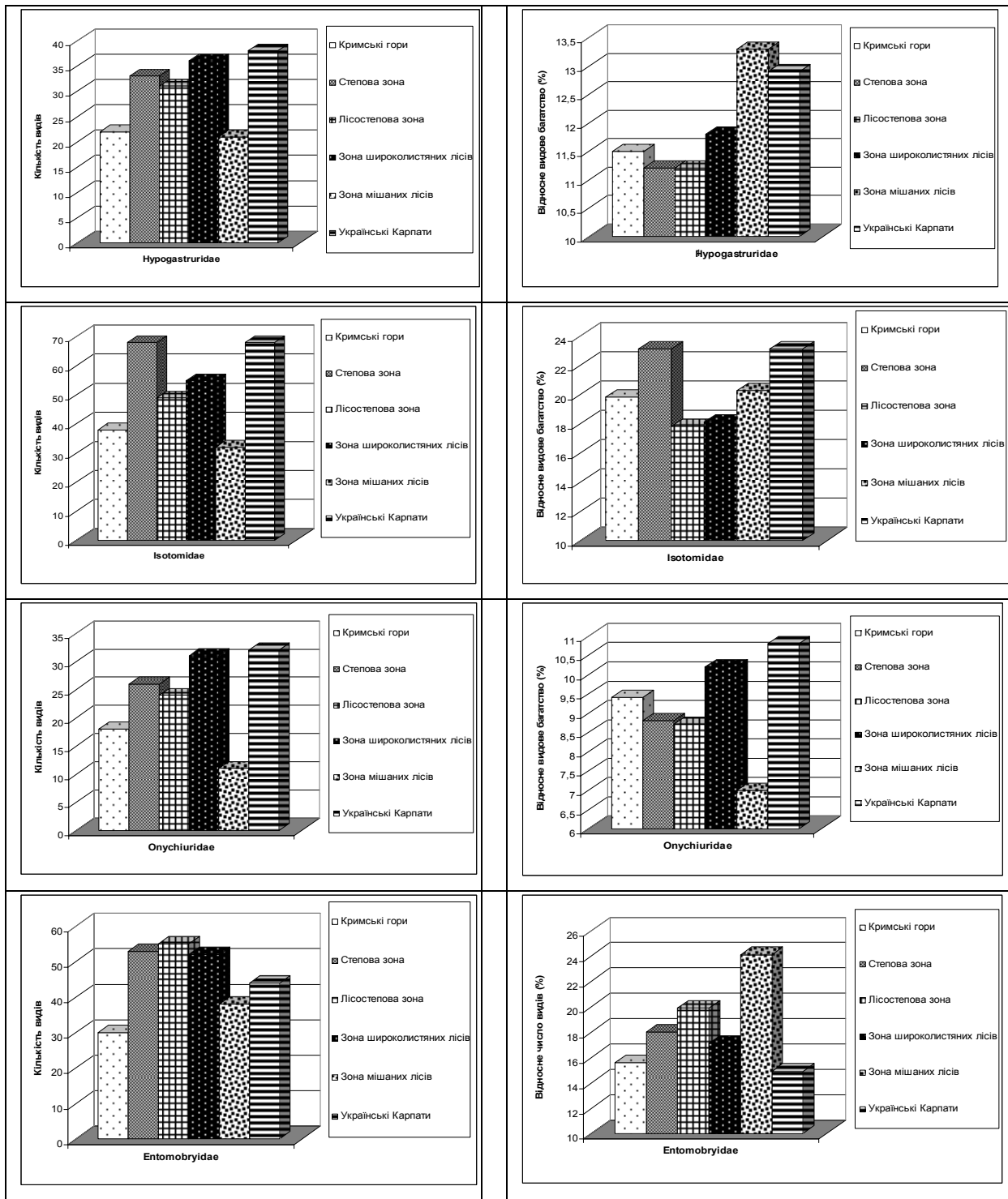
Взаємопроникнення певних родів і видів колембол у сусідні зони або гірські регіони є досить поширеним явищем. Як вже відмічалось раніше [19], важливу роль у цьому відіграють інтразональні елементи ландшафту, в яких згладжені кліматичні та едафічні градієнти умов, що характерні для певної природної зони. Саме такі біотопи дозволяють долати окремим видам екологічні рубежі і створювати резервне біорізноманіття даного типу ландшафту. Не менш важливе значення у поширенні певних таксонів ногохвісток на рівнину, чи навпаки – у гори, відіграють долини річок, які у прямому і переносному значенні виступають транспортними шляхами для просторового переміщення ґрунтової біоти і зокрема колембол [6]. Саме цими екологічними коридорами найімовірніше могли мігрувати в історичний час на прилеглий рівнинній території деякі гірсько-карпатські види з родів *Heteraphorura*, *Hymenaphorura*, *Tetrodontophora*, *Deutonura*, *Morulina*, *Anurida*, *Orthonychiurus* і знайти там відповідні екологічні умови у широколистяних лісах. Мабуть і сьогодні гірські види ногохвісток мають можливість за допомогою течії річок просуватися далеко за межі свого основного ареалу поширення у Карпатах і Південному Криму і колонізувати нові едафотопи, що відповідають їхнім екологічним потребам. Не випадково більшість карпатських видів колембол виявлені нами на рівнині у басейнових екосистемах великих рік Дністра, Пруту, Тиси і Латориці.

**Преадаптованість колембол.** При вивченні закономірностей генези регіональних фаун і флор, у тому числі і зональних, закономірно виникає питання про роль преадаптивного шляху у процесах формування рослинного і тваринного світу. Преадаптації розглядають як потенційно адаптивні ознаки або мобілізаційний резерв спадкової мінливості, які можуть мати пристосувальне значення у нових, змінених умовах середовища [3]. Колемболи є досить древньою групою тварин і більшість існуючих

сьогодні таксонів виникли завдяки до того, як сформувалася сучасна широтно-зональна структура поверхні Землі. Крім того, архаїчність розглядають як еволюційний стан, що спричиняє преадаптованість до широкого спектру екологічних умов. Тому, можна припустити, що в історичному минулому при заселенні принаймні деяких відносно молодих зональних ландшафтів помірного поясу (степового і лісостепового) [5] колемболи вже мали деякі адаптації набутими (партеногенез, диференційована епікутикула, захисні луски, підвищена рухова активність і ін.), які дозволили їм успішніше колонізувати новий тип зональних умов. Ці адаптації могли виникнути раніше в подібних за екологічними умовами ландшафтах, які існували локально на півдні, але нагадували нинішні зональні умови помірного поясу (інтразональні біотопи, подібні типи лісів, гірські варіанти степу) або існувати у вигляді мобілізаційного резерву спадкової мінливості. Ці адаптації, напевно, були не так необхідними, як корисними. Наприклад, здатність до факультативного партеногенезу могла підвищити шанси окремих популяцій у боротьбі за виживання під час періодичних засух або підвищена рухливість та наявність шару епікутикули могли сприяти уникненню перегріву і висихання в обідні години дня за рахунок вертикальних міграцій у трав'яному ярусі екосистем або зменшення випаровування вологи тіла.

Деякі автори [4, 22] наголошують на важливій ролі партеногенезу у біологічному прогресі окремих груп безхребетних тварин. Зокрема, М.С. Гіляров [4] вважає, що правильніше оцінювати партеногенез як “стратегічний крок в еволюції видів, що забезпечує завоювання нових типів середовища і розширення ареалів”. Проблема партеногенезу у колембол не є достатньо вивченою і на сьогодні обговорюється гіпотеза про те, що розмноження без самців – це біологічна характеристика дрібних еуедафічних форм які живуть у складному, але мало змінному ґрунтовому середовищі [26]. Партеногенетичні види відомі в усіх основних філогенетичних лініях колембол, але найчастіше у тих родинах, які включають еуедафічні життєві форми. Саме тому, серед ґрунтових Onychiuridae і Isotomidae, частка видів здатних до розмноження без самців є найвищою і складає 10-15% [22].

Незважаючи на це, ми вважаємо, що здатність до факультативного партеногенезу була вигідною для окремих видів колембол на ранніх етапах освоєння ними нових типів середовища, що знаходились на периферії їхнього первинного ареалу бо дозволяла різко підняти чисельність локальних популяцій у мало сприятливих умовах.



А

Б

Рис. 1. Загальне (А) і відносне (Б) видове багатство великих за різноманіттям родин ногохвісток в зональних і гірських фаунах України.

Fig. 1. General (A) and relative (B) species richness of large springtails families in zonal and mountain faunas of the Ukraine.

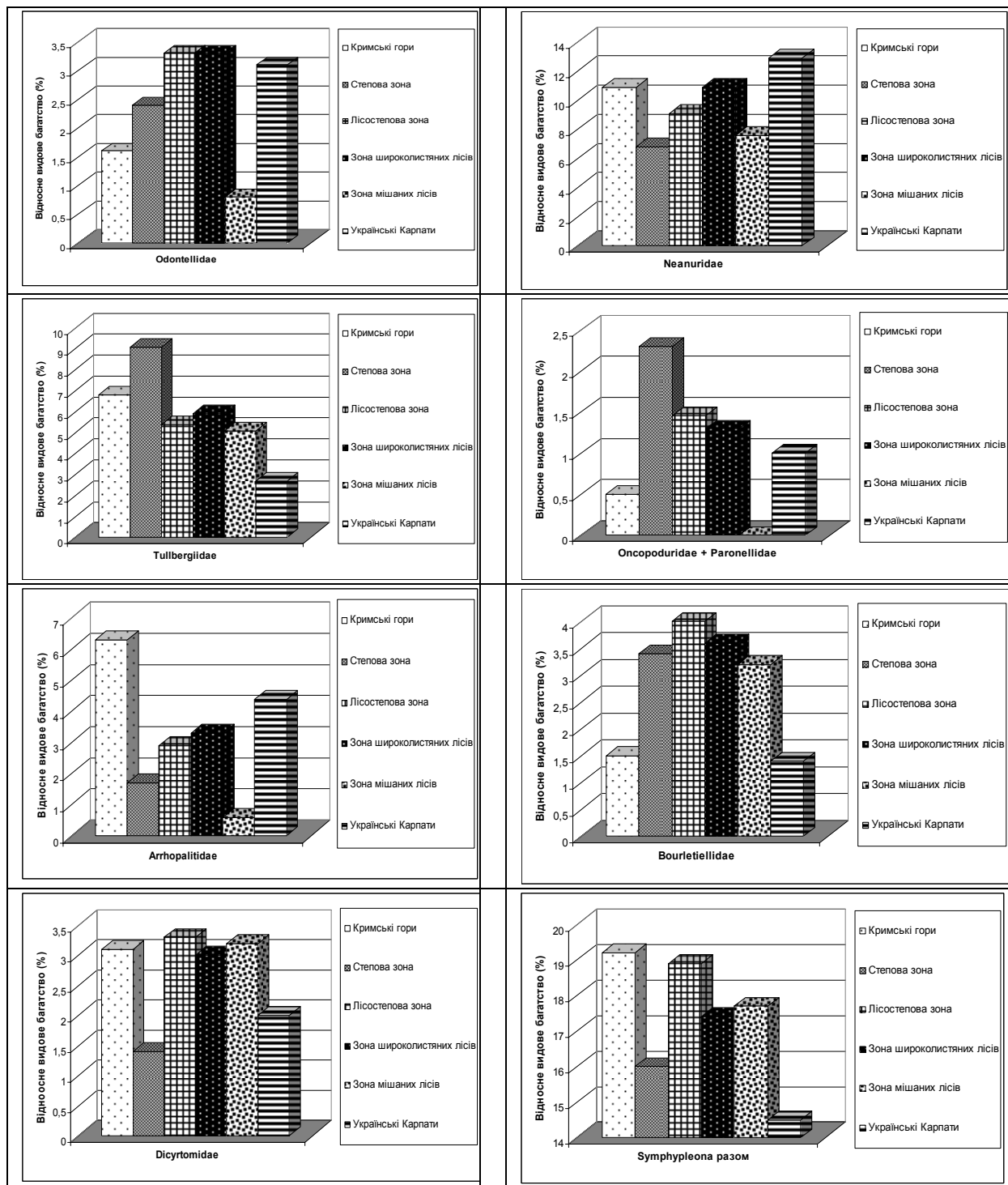


Рис. 2. Відносне видове багатство деяких родин ногохвістків в зональних і гірських фаунах України.

Fig. 2. Relative species richness of some springtails families in zonal and mountain faunas of the Ukraine.

Таблиця 2. Насиченість деяких родів видами колембол у зональних і гірських фаунах України

Table 2. Saturation of some genera by the Collembola species in zonal and mountain faunae of the Ukraine

Рід	Загальна кількість видів					
	КГ	СЗ	ЛЗ	ШЛ	УК	МЛ
<i>Jasenikia</i>	–	1	–	–	–	–
<i>Marcuzziella</i>	–	1	–	–	–	–
<i>Pseudofolsomia</i>	–	1	–	–	–	–
<i>Axemyllodes</i>	–	3	1	1	–	–
<i>Neonaphorura</i>	–	2	–	1	–	1
<i>Pseudanurophorus</i>	–	3	1	2	1	–
<i>Appendisotoma</i>	1	3	–	1	–	–
<i>Dimorphaphorura</i>	2	3	–	1	–	–
<i>Thalassaphorura</i>	1	3	2	2	–	–
<i>Metaphorura</i>	2	4	1	1	1	1
<i>Deuterosminthurus</i>	1	3	2	2	2	1
<i>Proisotoma</i>	1	8	4	4	4	3
<i>Cyphoderus</i>	1	5	3	3	2	–
<i>Sminthurinus</i>	6	10	6	7	6	4
<i>Sminthurus</i>	3	6	4	3	3	2
<i>Entomobrya</i>	6	16	14	13	11	12
<i>Folsomides</i>	2	6	5	4	–	1
<i>Isotomodes</i>	1	2	2	1	–	1
<i>Cryptopygus</i>	2	4	5	3	1	2
<i>Protaphorura</i>	10	13	14	10	10	7
<i>Mesaphorura</i>	8	12	10	10	6	6
<i>Pseudosinella</i>	6	10	10	11	7	7
<i>Stenaphorura</i>	1	3	2	3	1	–
<i>Xenylla</i>	5	10	8	8	7	7
<i>Orchesella</i>	3	6	14	12	11	9
<i>Ceratophysella</i>	5	6	11	12	10	4
<i>Dicyrtomina</i>	2	–	4	4	3	1
<i>Neanura</i>	3	1	5	4	4	2
<i>Micraphorura</i>	–	1	2	2	2	1
<i>Thaumanura</i>	–	–	1	1	1	–
<i>Microgastrura</i>	–	–	1	1	1	–
<i>Anurida</i>	1	2	4	5	5	2
<i>Heterosminthurus</i>	–	1	4	4	2	3
<i>Pratanurida</i>	–	2	2	3	–	–
<i>Karlstejnia</i>	–	–	–	2	–	–
<i>Odontellina</i>	–	–	–	1	–	–
<i>Strenzketoma</i>	1	–	–	–	–	–
<i>Taurogastrura</i>	1	–	–	–	–	–
<i>Scutisotoma</i>	1	–	–	–	–	–
<i>Uzelia</i>	1	–	–	–	–	–
<i>Endonura</i>	4	1	1	1	1	1
<i>Friesea</i>	7	5	4	4	8	2
<i>Arrhopalites</i>	7	4	4	5	6	1
<i>Folsomia</i>	7	11	12	12	16	8
<i>Desoria</i>	6	10	9	11	15	5
<i>Micranurida</i>	1	1	1	3	4	1
<i>Superodontella</i>	2	–	4	6	8	–
<i>Pygmarrhopalites</i>	6	–	4	5	7	–
<i>Tetracanthella</i>	2	–	–	1	6	–
<i>Hymenaphorura</i>	1	–	–	1	3	–
<i>Kalaphorura</i>	1	–	–	1	3	–
<i>Mucrella</i>	1	–	–	–	1	–
<i>Pachyotoma</i>	–	1	–	1	4	–
<i>Onychiuroides</i>	–	–	1	1	3	–
<i>Deutonura</i>	–	–	1	3	6	1
<i>Pseudachorutella</i>	–	–	–	1	1	–
<i>Morulina</i>	–	–	–	1	1	–
<i>Tetrodontophora</i>	–	–	–	1	1	–
<i>Hydroisotoma</i>	–	–	–	1	1	–
<i>Subisotoma</i>	–	–	–	1	1	–



Рід	Загальна кількість видів					
	КГ	СЗ	ЛЗ	ШЛ	УК	МЛ
<i>Heteraphorura</i>	–	–	–	1	2	–
<i>Deharvengiurus</i>	–	–	–	–	1	–
<i>Bilobella</i>	–	–	–	–	1	–

Примітка. МЛ – зона мішаних лісів, ШЛ – зона широколистяних лісів, ЛЗ – лісостепова зона, СЗ – степова зона, УК – Українські Карпати, КГ – Кримські гори.

Саме такі умови і склалися у засушливому степу. Не випадково у степовій зоні України, порівняно із північними зонами, зростає різноманіття колембол у тих родах, де виявлений найвищий відсоток партеногенетичних видів (*Mesaphorura*, *Metaphorura*, *Stenaphorura*, *Dimorphaphorura*) і з'являються такі рідкісні партеногенетичні форми як *Jasenikia filiformis*, *Folsomina onychiurina* і *Micranurophorus musci* або досягають високої чисельності у зональних біотопах широко поширені ксерорезистентні *Isotomodes productus* і *Folsomides parvulus*, для яких також характерне “дівоче” розмноження. Цікаво, що вказані колемболи є відносно архаїчними таксонами, які мають ряд плезіоморфних ознак. Крім того, переважна більшість цих безхребетних належить до групи дрібних глибокогрунтових біоморф. Складається враження, що ця група колембол зональних біотопів степової зони в значній мірі занурюється у товщу ґрунту, уникаючи таким способом засушливого клімату. Цей шлях адаптивної еволюції слідом за Ю.І. Черновим [20] можна назвати шляхом “пасивних” адаптацій, що не зв'язані із підвищенням рівня життєдіяльності і передбачають “підпорядкованість” середовищу.

Натомість, такі еволюційно просунуті групи колембол як родина Entomobryidae і деякі родини ряду Symphyleona обрали іншу адаптивну стратегію в освоєнні аридних умов. Вони набули нових апоморфних ознак, які підвищили їх пристосованість до дефіциту вологи і високих температур. Такими адаптаціями можна вважати появу диференційованої епікутикули, розвиток лусок і густого покриву хет, що захищають тіло від надмірного випаровування вологи або посилення локомоторної активності, що полегшує уникнення несприятливих умов. Цей шлях еволюційного розвитку можна назвати шляхом “активних” адаптацій, які зв'язані з морфо-функціональними перебудовами всього організму і дозволяють протидіяти середовищу. Саме тому, в умовах українського степу високими показниками біологічного прогресу характеризуються такі еволюційно просунуті групи колембол як родина Entomobryidae і деякі вищі таксони ряду Symphyleona. Їм характерна широка адаптивна радіація у засушливих зонах

помірного поясу. Інакше кажучи, вони освоюють їх широким фронтом, а не каналізовано.

Заселення колемболами лісових зон помірного поясу, очевидно, менше зв'язане з “активними” адаптаціями, оскільки тут зберігаються стабільніші гідро-термічні умови середовища. Саме тому, в лісових зонах України зростає частка архаїчних таксонів ногохвісток, у порівнянні із південними широтами. Власне на це ми звертали увагу раніше в окремих своїх публікаціях [8, 9].

**Ландшафтно-зональний розподіл видів.** Важливим аспектом фауністичних і зоогеографічних досліджень є явище зонального ендемізму. Вивчення цієї проблеми лише на основі даних про географічне поширення колембол є складним завданням, оскільки у кожній природній зоні можна знайти види, що трапляються у різних екологічних умовах: зональних, інтра- чи екстразональних. Таксони, для яких характерний інтразональний тип поширення найчастіше є незалежними від зональних границь. Тоді як, ознакою вузької екологічної спеціалізації таксону вважають його приуроченість до зональних плакорних угруповань. Іноді види живуть у зональних, інтра- та екстразональних умовах відразу та крім того, поширені на території декількох широтних зон. На основі інформації про присутність / відсутність видів у тій чи іншій природній зоні можна виділяти зональні їх групи, але вони переважно є умовними з огляду на недостатню вивченість таксону і відсутність даних про екологічну приуроченість об'єкту дослідження. Це є класичний ареалогічний підхід, який базується на оцінці таксономічного різноманіття, аналізі історичних регіональних зв'язків фаун і не враховує особливостей біотопного розподілу видів у середині ареалу, який може бути оцінений за показниками щільності, чисельності, трапляння і ін. [18].

На основі даних про поширення видів колембол у межах природних зон і гірських країн території України, тобто виключно в ареалогічному аспекті, нами виділено сім груп видів, які об'єднуються у чотири комплекси: степовий, лісовий, полізональний і аazonальний (монтанний). До степового чи лісового комплексу відносили види, що траплялися

відповідно на території степової або лісових зон, а також сусудніх із ними широтних зон, полізонального комплексу – трьох і більше природних зон. До азонального комплексу віднесені таксони, що обмежені у своєму поширенні лише гірськими регіонами. Для частини видів важко було встановити їх ландшафтно-зональну групу у зв'язку із спорадичним поширенням або недостатньою вивченістю. Всього проаналізовано інформацію про поширення 553 видів колембол, серед яких 92 види віднесені нами до степового комплексу, 117 – лісового, 205 – полізонального і 119 – азонального. У зв'язку із обмеженим об'ємом статті повні списки зональних комплексів видів будуть опубліковані нами пізніше. До групи не встановленого ландшафтно-зонального статусу належить 20 видів. Серед найбільшого за різноманіттям комплексу полізональних колембол можна виділити дві групи: перша – 98 видів (48% від загальної кількості), які розповсюджені на території усіх чотирьох природних зон від степової до мішано-лісової і друга – 106 видів (52%), які розповсюджені на території лише трьох зон. Це таксони, є незалежними від зональних екологічних умов, оскільки найчастіше заселяють інтра- або екстразональні біотопи. У складі степового комплексу видів 77 віднесені нами до локально-степових і 15 – широко-степових, лісового комплексу – 98 є локально-лісовими і 19 – широколісовими та азонального комплексу – 51 є гірсько-кримськими і 72 – гірсько-карпатськими. Інакше кажучи, близько 17 % видів у широкому розумінні можна вважати степовими, 21 % – лісовими, 37 % – полізональними і 21 % – азональними або монтанними.

Характерними степовими видами ногохвісток можна назвати *Hypogastrura janetscheki*, *Xenylla cf. trisubloba*, *Axenyllodes ukrainicus*, *Axenyllodes baueri*, *Friesea afurcata*, *Pseudachorutes scythicus*, *Pseudachorutes pratensis*, *Archaprurura cf. marcuzzi*, *Dimorphaphorura steposa*, *Dimorphaphorura olenae*, *Protaphorura cf. campata*, *Metaphorura denisi*, *Metaphorura cf. denisi*, *Folsomides portucalensis*, *Pseudanurophorus octooculatus*, *Folsomia heterocellata*, *Isotomurus stepposus*, *Appendisitoma montana*, *Appendisitoma franzi*, *Entomobrya atrocincta*, *Entomobrya schoetti*, *Fasciosminthurus albanicus*, *Cyprania grisae* і ін. До характерних лісових видів можна віднести *Ceratophysella armata*, *Ceratophysella granulata*, *Ceratophysella silvatica*, *Willemia denisi*, *Superodontella ssp.*, *Pseudachorutes dubius*, *Pseudachorutes subcrassus*, *Pseudachorutella asigillata*, *Thaumanura carolii*, *Neanura minuta*, *Neanura pseudoparva*, *Neanura parva*, *Deuteraphorura albella*, *Micraphorura absoloni*,

*Pseudanurophorus binoculatus*, *Folsomia fimetarioides*, *Folsomia penicula*, *Anurophorus laricis*, *Tomocerus minor*, *Pogonognathellus flavescens*, *Orchesella flavescens*, *Arrhopalites secundarius*, *Allacma fusca*, *Lipothrix lubbocki*, *Ptenothrix setosa*, *Ptenothrix ciliata*, *Ptenothrix atra* і ін. Більшість із них обмежені у своєму розповсюдженні границями своєї зони і найчастіше населяють зональні біотопи. Однак, частина із них (*F. portucalensis*, *P. octooculatus*, *P. dubius*, *F. afurcata*, *A. baueri*, *P. pratensis*, *A. laricis*, *P. setosa*, *P. atra* і ін.) дотримуючись правила “зміни стацій” може проникати у сусідні зони по екстра- або інтразональних біотопах. Виділити специфічні для лісостепової зони види лише на основі даних про географічне поширення є складним завданням, незважаючи на це, що за літературними даними такі види колембол як *Protaphorura bicampata*, *Isotomodes armatus*, *Folsomia sexoculata*, *Cryptopygus exilis*, *Cryptopygus posteroculatus*, *Entomobrya nicoleti*, *Pseudosinella larisae*, *Cassagnaudiella pruinosa* поки-що відомі з території українського лісостепу. Ще 19 видів виявлені у лісостеповій зоні та в інтра- або екстразональних угрупованнях на суміжних із нею територіях. Однак, це поодинокі знахідки, які у результаті детальнішого вивчення фауни колембол на території України будуть доповнені новими місцезнаходженнями, оскільки їх сьгоднішній ареал є досить широким. Крім цього, присутність частини цих видів у лісостепу може бути заперечена, виходячи із реальних даних про поширення і критичного аналізу матеріалу з тих оселищ, що зазначені в літературі.

Особливо помітні зміни таксономічного спектру зональних фаун колембол України відмічені нами при переході від рівнинних ландшафтів до гірських і від широколистяно-лісової і лісостепової зон до мішаних лісів. Причому, для зони мішаних лісів не виявлено характерних таксонів на рівні родів ногохвісток. Загалом у мішано-лісових ландшафтах колемболи демонструють зниження показників видового різноманіття в усіх родах. Лише кілька видів поки-що виявлені тільки на території цієї природної зони і можливо є характерними для неї. Це, зокрема, *Xenylla mucronata*, *Ballistura tuberculata*, *Sminthurinus igniceps* і *Ptenothrix leucostrigata*, а також торфобіонтні і болотні *Ceratophysella scotica*, *Orchesella sphagneticola* і *Sminthurides parvulus*, які по інтразональних біотопах проникають трохи південніше у суміжні із нею природні зони. Крім цього у зону мішаних лісів можуть заходити бореальні види із півночі. Поки-що відомий лише один такий вид *Folsomia kuznetsovae*, який характерний для європейської тайги [27].

Загалом, за сумарною кількістю зареєстрованих видів колембол, зональні

біотопи є біднішими ніж інтразональні. На територіях широколистяних лісів і степу, які є найкраще вивченими на предмет фауни колембол, в зональних умовах виявлено в 1,4 – 1,8 разів менше видів ніж в інтразональних. Виключно у зональних (плакорних) мішано-лісових біотопах відмічено 69 видів (таку високу їх кількість можна пояснити кращим вивченням у порівнянні із азональними), широколистяно-лісових – 32, лісостепових – 41, а степових – 51. Лише інтразональними едафотопам надають перевагу 34 види у мішано-лісовій зоні, 92 – широколистяно-лісовій, 56 – лісостеповій і 83 – степовій. Екстразональні екосистеми мають також досить багату і специфічну фауну колембол. Загальне видове багатство ногохвісток в екстразональних умовах є приблизно співрозмірним із сумарною кількістю видів, що виявлені у зональних умовах. Незначне число видів колембол обмежені у своєму розповсюдженні лише екстразональними едафотопами. Зокрема, в екстразональних лучно-степових біотопах на території зони широколистяних лісів виявлено всього 22 види (*Odontellina cf. deharvengi*, *Brachystomella curvula*, *Pratanurida podolica*, *Thalassaphorura tovtrensis*, *Allonychiurus volinensis*, *Folsomides angularis*, *Folsomides marchicus*, *F. portucalensis*, *P. octooculatus* і ін.), а в байрачних дібровах степової зони – 17 видів (*Ceratophysella engadinensis*, *Pseudachorutes janstachi*, *Supraphorura furcifera*, *Metaphorura cf. tripartita*, *Jasenikia filiformis*, *A. laricis*, *P. setosa*, *Ptenothrix reticulata* і ін.). Незважаючи на вузькі екологічні вимоги до середовища деяких колембол, більшість видів у границях конкретної зони (46-65 % зональної фауни) все-таки може заселяти широкий спектр оселищ одночасно, від зональних до екстра- або інтразональних і навіть усі три типи ландшафтних умов. Це, напевно, можна пояснити особливостями ґрунтового середовища, яке пом'якшує вплив зовнішніх екологічних факторів на педобіонтів.

Серед колембол можна навести численні приклади екологічного (зонального, мікростаціонального) і географічного (регіонального) вікаріату як на рівні видів, так і родів. Зокрема, вікарними видами, які заміщаються у широтно-зональному напрямі з півдня на північ є *Onychiurus sarmaticus* (степ) і *Onychiurus ambulans* (лісові зони), *P. octooculatus* (степова зона і поодинокі заходять на території лісостепу і зони широколистяних лісів лише у лучні степи) і *P. binoculatus* (бореальний вид з палеарктичним ареалом; в Україні лише на крайньому заході), *H. janetscheki* (степ) і *Hypogastrura papillata* (лісові зони), *F. kuznetsovae* (зони тайги і мішаних лісів) і *Folsomia volgensis* (лісостеп і степ).

Видами, що вікарюють мікростаціонально у межах одного ареалу є *Xenylla boernerii* (живе у мохах і під корою дерев) і *Xenylla brevisimilis brevisimilis* (живе у лісовій підстилці), *Arrhopalites karabiensis* (печери Криму) і *Arrhopalites sericus* (ґрунт і підстилка гірсько-кримських лісів), *Willemia virae* (печери Карпат) і *W. anophthalma* (ґрунт і підстилка гірсько-карпатських лісів), *I. steposus* (сухі біотопи зонального степу) і *Isotomurus palustris* (мокри прибережні біотопи степової зони). Для ілюстрації географічного вікаріату можна навести такі види як *Acheromtiella cassagnai* (Західна Європа включно із заходом України) і *Acheromtiella bougisi* (Середземномор'я і південний берег Криму), *Hypogastrura martiani* (Кримські гори) і *Hypogastrura szeptyckii* (Центральна Європа включно із Українськими Карпатами), *Pseudachorutes vitalii* (Кримські гори) і *Pseudachorutes vasylii* (Карпати разом із прилеглими територіями), *Protaphorura tetragrammata* (Південна і Центральна Європа разом із Українськими Карпатами) і *Protaphorura ajudagi* (Кримські гори).

Прикладами зонального екологічного вікаріату родів можуть бути *Superodontella* (мають значну представленість видами у широколистяно-лісовій і рідко лісостеповій зонах) і *Axenyllodes* (представлені значним різноманіттям у степовій зоні і трапляються поодинокі на території лісостепу і зони широколистяних лісів лише у лучних степах), *Dimorphaphorura* (високе видове різноманіття у степовій зоні і окремі види в лісостеповій) та *Oligaphorura* (високе різноманіття в арктичних широтах і єдиний вид у широколистяно-лісовій зоні України), *Marcuzziella* (степова зона) і *Karlsteinia* (широколистяно-лісова зона). Географічними еквівалентами також можна вважати роди *Taurogastrura*, що живе у Кримських горах і *Mesogastrura*, що живе в Західній Європі включно із заходом України, *Scutisotoma* (Близький Схід і Південно-Східна Європа включно із Кримськими горами) і *Jasenikia* (Центральна Європа).

**Особливості гірських фаун.** У регіональному плані фауна колембол Українських Карпат значно відрізняється від фауни Кримських гір, незважаючи на спільні з нею неморально-європейські корені. Фауна Українських Карпат має більше гумідних бореальних і неморальних таксонів, а фауна Кримських гір – аридних середземноморських і степових. Зокрема, в Українських Карпатах виявлено 27, а в Кримських горах 10 бореальних форм ногохвісток в широкому розумінні (за класифікацією А.Б. Бабенко [1, 2]), тоді як субтропічних середземноморських і степових – 5 і 29 відповідно. Серед виділених нами 117 монтанних та субмонтанних таксонів

ногохвісток фауни України спільними для обох гірських систем є всього 6 видів, зокрема *Mucrella acuminata*, *N. minuta*, *Kalaphorura paradoxa*, *Folsomia inoculata*, *Folsomia ksenemani*, *Folsomia spinosa*. Тоді як, загалом для Українських Карпат відмічено 72 монтанних види (24,1 % фауни), а для Кримських гір – 51 (26,6 %). Цікаво, що ендемічними для Українських Карпат на сьогодні можна вважати 26 видів (8,8 %), а для Кримських гір – 21 (10,9 %).

Варто підкреслити, що значна частина монтанних видів виявлена на рівнині у суміжних природних зонах, і навпаки, окремі рівнинні і навіть евризональні таксони піднімаються високо в гори. Так, наприклад, у прилеглих до Українських Карпат районах широколистяно-лісової зони (Західне Поділля, Передкарпаття, Закарпатська низовина) нами виявлено 29 гірських форм колембол, серед яких 9 східно-карпатських ендеміків (*Orthonychiurus rectopapillatus*, *Friesea handschini*, *P. vasylii*, *Superodontella ruta*, *Anurida carpatica*, *Anurida lvivska*, *Heteraphorura carpatica*, *Onychiuroides igori*, *Orchesella maculosa*).

Спільними для обох гірських регіонів є всього 54 % видів, з яких більшість еврибіонти, але певна частина не характерні для гірських систем. Це, насамперед, ксерорезистентні *M. affinis*, *I. productus*, *F. parvulus*, лучні *Deuterostminthurus pallipes*, *Spatulosminthurus flaviceps*, *Sminthurus nigromaculatus*, *Sminthurus multipunctatus*, а також бореальні (бореомонтанні) форми *Xenylla brevicauda*, *M. absoloni*, *Micranurida forsslundi*, *W. anophthalma*, *Willemia denisi* і ін. Більшість видів відкритого ландшафту проникає у гори лише по антропогенних біотопах (поля, луки, вирубки).

### Висновки

Таким чином, клас колембол володіє достатньо високими адаптивними можливостями для освоєння усього спектру широтно-зональних умов помірного поясу. Цей пристосувальний потенціал проявляється, зокрема, у високих показниках загальної таксономічної різноманітності ногохвісток на територіях усіх природних зон та гірських регіонів України, а також у явищах екологічного і географічного вікаріату. Незважаючи на це, вищі таксони класу колембол (рід, родина, ряд) володіють різним адаптивним потенціалом в освоєнні певних широтних зон і гірських регіонів помірного поясу, який обумовлений, насамперед, еволюційними причинами (адаптаційно-генетичними, фауногенетичними, філогенетичною просунутістю таксону, преадаптованістю). Існує прямий зв'язок рівня філогенетичної

просунутості родин і їх еколого-адаптивних можливостей в освоєнні певних типів середовища у межах різних природних зон і гірських країн. Найбільший адаптивний потенціал в освоєнні надземних оселищ степової зони, а також лучно-степових біотопів лісостепової і широколистяно-лісової зон, де спостерігаються різкі перепади гідро-термічних умов, мають еволюційно просунуті родини Entomobryidae, Paronellidae, Katiannidae, Sminthuridae, Bourletiellidae. У цих екстремальних екологічних умовах для них характерний шлях широкої адаптивної радіації і, переважно, “активні” форми адаптації до середовища. Натомість, еуедафічні представники архаїчних родин Isotomidae, Tullbergiidae, Onychiuridae та Odontellidae мають кращі, ніж еволюційно просунуті таксони, адаптивні можливості в заселенні консервативного ґрунтового середовища під креро-термофітною рослинністю, де згладжені кліматичні градієнти. У цих умовах для них характерніші “пасивні” форми адаптації до середовища. У лісових біотопах помірного поясу, порівняно із степовими, знижуються адаптивні можливості еволюційно просунутих груп колембол і, натомість, зростає адаптивний потенціал у представників архаїчних родин з ряду Poduromorpha, які успішно заселяють усі вертикальні яруси екосистем від нижніх шарів ґрунту до стовбурів дерев. Представники родин Entomobryidae і Tomoceridae, а також ряду Symphypleona, які займають вищий філогенетичний рівень, адаптовані переважно до життя у верхніх шарах підстилки і на рослинах.

Встановлено, що фауна колембол Українських Карпат значно відрізняється від фауни Кримських гір, незважаючи на спільні з нею неморально-європейські корені. Спільними для обох гірських регіонів виявилось 54 % видів, з яких більшість еврибіонти. У гірських регіонах Карпат і Криму загалом виявлено 117 монтанних і субмонтанних таксонів серед яких 47 ендемічних гірських форм. Лише 6 гірських видів виявилися спільними для обох гірських систем. Крім цього, фауна Українських Карпат має у своєму складі більше гумідних бореальних і неморальних таксонів, а фауна Кримських гір – аридних середземноморських і степових.

На основі даних про географічне поширення видів колембол у межах природних зон і гірських країн території України виділено сім груп видів, які об'єднуються у чотири комплекси: “степовий”, “лісовий” і “полізональний” і “азональний” (монтанний). Такі комплекси видів як “степовий”, “лісовий” і “полізональний” є екологічними категоріями за змістом, тоді як група монтанних видів є

фауногенетичним поняттям. Власне тому, класичний географічний підхід до виділення зональних груп видів, які є екологічними за змістом – малопродуктивний. Для оцінки зональної приуроченості біотаксонів необхідно

використовувати ландшафтно-зональний підхід, який передбачає аналіз кількісного розподілу видів по біотопах у межах свого ареалу, тобто визначення зони їх екологічного оптимуму.

1. Бабенко А.Б. Ногохвостки Западного Путорана: Фауна и высотная дифференциация населения / А.Б. Бабенко // Зоологический журнал. –2002. – Т. 81, № 7. – С. 779–796.
2. Бабенко А.Б. Ландшафтная хорология коллембол Таймыра. 2. Широтная дифференциация фауны / А.Б. Бабенко // Зоологический журнал. –2003. - Т. 82, № 9. – С. 1051–1063.
3. Биологический энциклопедический словарь / [гл. ред. М.С. Гиляров]. – 2-е изд., исправл. – М.: Советская энциклопедия, 1986. – 864 с.
4. Гиляров М.С. Экологическое значение партеногенеза / М.С. Гиляров // Успехи современной биологии. –1982. - Т. 93, № 2. – С. 10–22.
5. Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике / В.В. Жерихин. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2003. – 542 с.
6. Капрусь И.Я. Ногохвостки (Collembola) Вольно-Подолья / И.Я. Капрусь // Экология и фауна почвенных беспозвоночных Западного Вольно-Подолья. – К.: Наукова думка, 2003. – С. 100-172.
7. Капрусь И.Я. Ногохвостки (Collembola) степной зоны Украины / И. Я. Капрусь // Проблемы почвенной зоологии : м-лы XV Всероссийского совещания по почвенной зоологии. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2008. - С. 45-47.
8. Капрусь И.Я. Таксономічна структура і типологія регіональних фаун ногохвісток (Collembola) Євразії / І. Я. Капрусь // Наукові записки Державного природознавчого музею. – Львів, 2010а. - Вип. 26. - С. 39–50.
9. Капрусь И.Я. Макрогеографічні тренди таксономічного розмаїття колембол (Collembola) / І. Я. Капрусь // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2010б. - Вип. 28. - С. 106–114.
10. Капрусь И.Я. Каталог колембол (Collembola) і протур (Protura) України / Капрусь И.Я., Шрубович Ю.Ю., Тарашук М.В. – Львів, 2006. – 164 с.
11. Кузнецова Н.А. Биотопические группы коллембол (Collembola) в подзоне широколиственно-хвойных лесов Восточной Европы / Н.А. Кузнецова // Зоологический журнал. –2002. - Т. 81, № 3. – С. 306–315.
12. Кузнецова Н.А. Организация сообществ почвообитающих коллембол / Н.А. Кузнецова. – М.: ГНО Прометей, 2005. – 244с.
13. Методи ґрунтово-зоологічних досліджень / [Бузова Ю.Б., Гиляров М.С., Граковський В.Г. і др.] ; під ред. М.С. Гилярова. – М.: Наука, 1975. – 277 с.
14. Старостенко О.В. Коллемболы (Collembola, Entognatha) : автореф. дисс. на соискание науч. степени канд. биол. наук : спец. 03.00.08 “Зоология” / О.В. Старостенко – К., 2004. – 22с.
15. Тарашук М.В. Таксономическая структура фауны ногохвосток (Collembola, Entognatha) в провинциях лесостепи Евразии / М.В. Тарашук // Известия РАН. Серия биологическая. –1995а. – № 5. – С. 566–578.
16. Тарашук М.В. О биотопическом распределении ногохвосток (Collembola, Entognatha) в основных ландшафтах лесостепи Приднепровской возвышенности. Сообщение 1 / М.В. Тарашук // Вестник зоологии. –1995б. – № 4. – С. 29–37.
17. Тарашук М.В. Фаунистические комплексы ногохвосток (Collembola, Entognatha) лесостепи Евразии / М.В. Тарашук // Известия РАН. Серия биологическая. –1996а. – № 2. – С. 215–224.
18. Тарашук М.В. Биотопическая сопряженность видов ногохвосток (Collembola, Entognatha) в лесостепи Приднепровской возвышенности. Сообщение 2 / М.В. Тарашук // Вестник зоологии. –1996б. – № 1-2. – С. 46–51.
18. Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши / Ю.И. Чернов. – М.: Мысль, 1975. – 222 с.
19. Чернов Ю.И. Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами различных таксонов / Ю.И. Чернов // Фауногенез и филоценогенез. – М.: Наука, 1984. – С. 154-174.
20. Чернов А.В. Население коллембол восточноевропейских широколиственных лесов / А.В. Чернов, Н.А.Кузнецова, М.Б. Потапов // Зоологический журнал. –2010. – Т. 89, № 5. – С. 559–573.
21. Чернова Н.М. Экологическая роль партеногенеза у коллембол / Н. М. Чернова М.Б. Потапов, Ю.Ю. Савенкова, А.И. Бокова // Зоологический журнал. –2009. – Т. 88, № 12. – С. 1415–1417.
22. Bellinger P.F., Christiansen K.A., Janssens F. 1996-2008. Checklist of the Collembola of the World [Electronic resources] – Access mode to doc.: <http://www.collembola.org>
23. Bondarenko-Borisova I.V. The fauna of springtails (Collembola) from the forest ecosystems of south-east Ukraine / I.V. Bondarenko-Borisova, N.G. Sandul // Vestnik zoologii. –2002. – Т. 36, № 2. – С. 11–21.
24. Kaprus' I.J. Superodontella Stach, 1949 (Collembola, Odontellidae) of Ukraine: new species, comparative morphological analysis and distribution / I.J. Kaprus' // Acta zoologica cracoviensia. – 2009. - Vol. 52B, № 1-2. - P. 21-34.
25. Petersen H. General aspects of collembolan ecology at the turn of the millenium / H. Petersen // Pedobiologia. – 2002. - V. 46. - P. 246–260.
26. Potapov M.B. Analysis of vicarious species *Folsomia kuznetsovae* sp.n. and *F. bisetosa* Gisin (Collembola: Isotomidae) / M.B. Potapov, A.A. Taskaeva // Russian entomological journal. – 2009. – Vol. 18, № 1. – P. 1-6.
27. Taraschuk M.V. Taxonomic structure as an indicator of regional characteristic of fauna (the springtails example) / M.V. Taraschuk // Polskie pismo entomologiczne. – 1994. – Vol. 64, № 1-4. – P. 233-243.

Отримано: 11 червня 2010 р.

Прийнято до друку: 12 вересня 2010 р.