

УДК 595.7+591.5

МАКРОГЕОГРАФІЧНІ ТРЕНДИ ТАКСОНОМІЧНОГО РОЗМАЇТТЯ КОЛЕМБОЛ (COLLEMBOLA)

Капрусь І. Я.

Макрогеографічні тренди таксономічного розмаїття колембол (Collembola). — І. Я. Капрусь. — Проведено оцінку змін таксономічної структури локальних і регіональних фаун колембол у широтно-зональних градієнтах умов Євразії. Аналіз макрогеографічних трендів таксономічного розмаїття фауни колембол підтверджує положення про її системну організацію як компоненту педобіоти. Основними аргументами на користь цього твердження можуть бути індивідуалістичний розподіл надвидових таксонів та приклади їх екологічного вікаріату в досліджених градієнтах кліматичних умов, а також прояв компенсаційних процесів у такій біотичній системі як клас колемболи. Встановлено, що у географічному поширенні таксонів різного ієрархічного рівня відсутні єдині екологічні рубежі і виділено чотири типи тенденцій родин щодо їх відносної представленості видами у локальних фаунах. Властивості цілісної системи класу Collembola найкраще проявляються при аналізі параметрів розмаїття локальних фаун у залежності від просторових градієнтів екологічних факторів.

Ключові слова: хорологія біорозмаїття, таксономічна структура фауни, Collembola.

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

Macrogeographical trends of springtails (Collembola) taxonomical diversity. — I. Kaprus'. — The estimation of taxonomical structure changes of local and regional collembolenfauna in the latitudinal zonal gradients of conditions of Eurasia was conducted. The analysis of macrogeographical trends of taxonomical diversity of springtails fauna confirms statement about its system organization as the component of pedobiota. Basic arguments in behalf of this assertion there can be the individual distributing of superspecies taxa and examples them ecological substitution in the investigational gradients of climatic conditions, and also display of compensative processes in such biotic system as a class of Collembola. In geographical distribution of taxa of different hierarchical level the unique ecological borders are absent and four types of tendencies of families are selected concerning their relative species share in local faunae. Property of class of Collembola as integral system it is better in all to discover on the example of local faunae in the spatial gradients of ecological factors.

Key words: chorology of biodiversity, taxonomical structure of fauna, Collembola.

Address: State Natural History Museum of NAS of Ukraine, Teatral'na str. 18, L'viv, 79008, Ukraine; e-mail: i-kaprus@mail.ru

Вступ

На сьогодні у літературі не достатньо інформації стосовно макрогеографічних трендів таксономічної структури класу колембол або ногохвісток, як біотичної системи. Ще менше спроб пов'язати ці тренди із кліматичними градієнтами у планетарному масштабі. Окремі дані щодо широтно-зонального поширення вищих таксонів ногохвісток можна знайти лише в працях російських вчених [2–4, 14, 15]. Крім того, не достатньо даних щодо порівняльного аналізу таких хорологічних категорій фауни як регіональна, зональна чи локальна (конкретна). Дослідження просторового розподілу вищих таксонів відповідають спеціальному науковому напрямку, який дістав назву геозоологія і який активно розвивається в останні роки [12]. Вивчення хорології біорозмаїття традиційно базується на двох підходах, зокрема зонально-типологічному або екологічному і регіонально-індивідуалістичному або історичному [13]. Екологічний підхід, як правило, передбачає широтно-зональний аспект аналізу фауни.

Блочна організованість надвидових таксонів навіть такого високого рангу як клас не сприймається усіма спеціалістами як беззаперечний факт і потребує обґрунтованих доказів. Ю.І. Чернов [16] вважає, що можна розрізнити декілька форм цілісності (системності) надвидових таксонів: таксономічну або генеалогічну; еволюційну (таксон як еволюціонуюча система); еколого-адаптивну (прояв властивостей єдиної системи у процесі освоєння філетично обумовленими сукупностями видів певних типів середовища, зокрема біоценотичних, ландшафтних, зональних і ін.). Однак, на думку цього автора, проблема реальності і системності надвидових таксонів може бути вирішена лише за допомогою широкомасштабних досліджень різних груп організмів і, насамперед ґрунтових, які домінують за показниками розмаїття майже в усіх природних зонах Землі.

Саме тому метою нашої роботи є аналіз трендів систематичної структури різних хорологічних категорій фауни ґрунтових ногохвісток у просторових градієнтах екологічних умов Євразії на основі

вивчення наявної літератури, а також залучення матеріалів власних багаторічних досліджень. При розгляді просторової організації фауни у континентальному масштабі найчастіше використовують такі показники як загальне (сумарне) видове багатство, відносне видове багатство (представленість таксону), питома частка таксону і різні характеристики просторового розмаїття [10, 17].

Результати досліджень та обговорення

Регіональні фауни. В результаті проведеного аналізу нами встановлено, що на фоні стабільно високих значень загального таксономічного розмаїття

фаун колембол на більшій частині глобального кліматичного градієнту, ключові за розмаїттям родини демонструють індивідуальні широтні тренди відносного і абсолютного багатства. Тобто, параметри розмаїття в широтному і висотному градієнтах екологічних умов мають не лінійний характер (рис. 1, 2). Трансформації таксономічних спектрів колембол вздовж широтно-зональних і висотно-поясних градієнтів відбуваються переважно не за рахунок зменшення чи збільшення кількості родин або родів, а в результаті їх різної наповненості видами у складі певних локальних чи регіональних фаун.

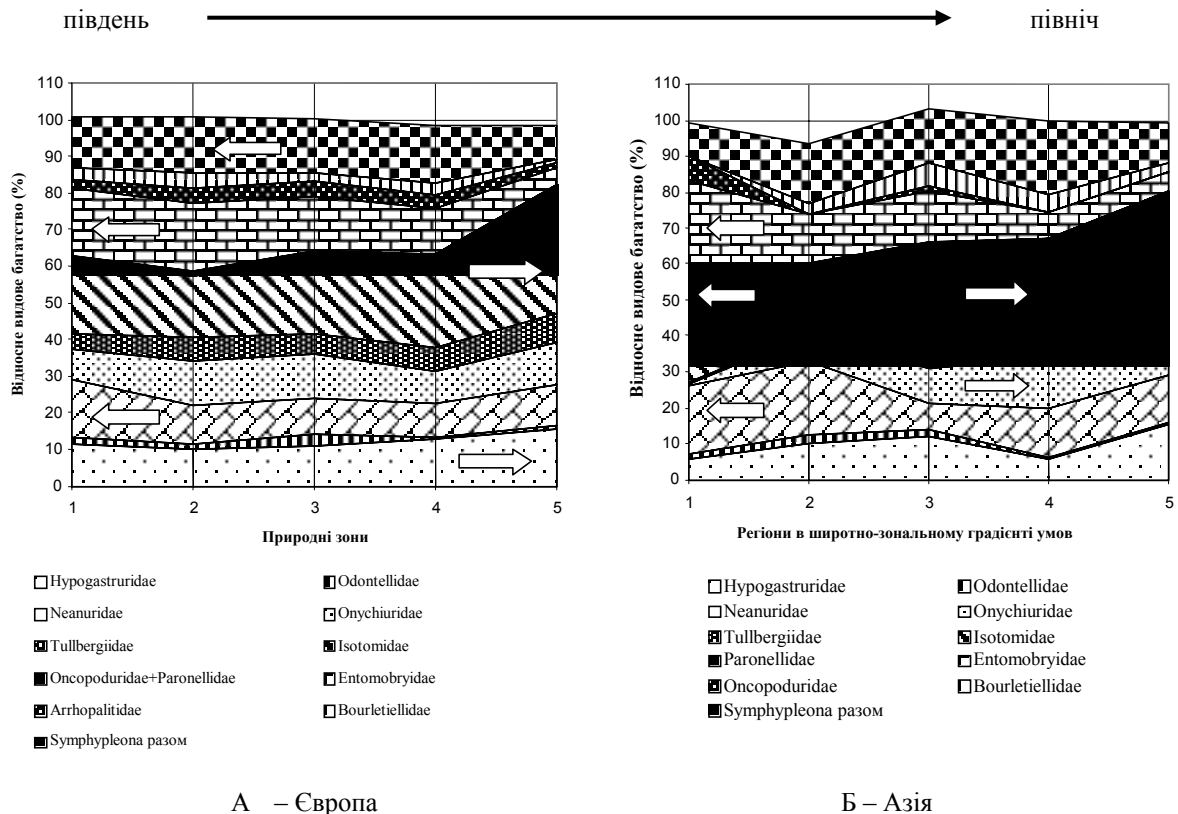


Рис. 1. Зміни співвідношення деяких родин колембол у регіональних фаунах (в % від загальної кількості видів) вздовж паневропейського зонального градієнту умов від субтропіків до Арктики (А) та паназійського градієнту зональних умов від тропіків до Арктики (Б). А: 1 – Іберійський півострів [23], 2 – Угорщина [20], 3 – Україна [8], 4 – східно-європейська тайга [9], 5 – Арктика [18]; Б: 1 – Індонезія [28], 2 – Японія [22], 3 – центрально-євразійська степова область [11], 4 – середньо-сибірська тайга [19], 5 – Арктика [18]. Стрілками відмічені тенденції до зростання питомої частки домінуючих родин у складі регіональних фаун

Fig. 1. Changes of correlation of some families of Collembola in regional faunae (in % from the general number of species) along paneuropean gradient of zonal conditions from subtropics to Arctic (A) and panasian gradient of zonal conditions from tropics to Arctic (B). A: 1 – the Iberian Peninsula [23], 2 – Hungary [20], 3 – Ukraine [8], 4 – the East-European taiga [9], 5 – Arctic [18]; B: 1 – Indonesia [28], 2 – Japan [22], 3 – the Centrally Eurasian steppe area [11], 4 – the Middling Siberian taiga [19], 5 – Arctic [18]

На цьому також наголошував А.Б. Бабенко [2], порівнюючи систематичну структуру арктичних і середньоєвропейських фаун ногохвісток. Лише поодинокі родини і незначна кількість родів можуть випадати із складу фауни в крайніх або екстремальних умовах кліматичного градієнту, як наприклад південні родини Paronellidae і Oncopoduridae в Арктиці або північ-

ні роди *Megaphorura*, *Chaetaphorura*, *Uralaphorura* чи *Corynotrix* у південніших широтах помірного поясу. Серед ногохвісток не відомо жодної родини, яку б можна було назвати арктичною чи навіть північною у ширшому розумінні. Тоді як родини Paronellidae, Oncopoduridae, Protentomobryidae і ін. є повністю південними, а Entomobryidae, Odontellidae, практич-

но усі родини ряду Symphypleona і ін. – переважно південні, оскільки представлені в Арктиці поодинокими таксонами. Незважаючи на це, в арктичних широтах такі родини як Hypogastruridae, Isotomidae, Onychiuridae демонструють підвищені показники адаптивної радіації на рівні видів.

Поява чи випадання окремих родів і видів у таксономічних спектрах вздовж макроеографічного градієнту умов від екватора до північного полюса зв'язана не тільки з екологічними причинами, але й – фауногенетичними. Тому, такі широтні зміни таксономічного розмаїття колембол мають секторну (меридіональну) специфіку. Як видно з рис. 1, у європейському секторі Євразії вони є дещо іншими ніж в азіському. І навіть на території Європи широтні тренди розмаїття відрізняються на заході і сході континенту. Незважаючи на помітну відмінність таксономічних спектрів у різних меридіональних секторах Євразії з півдня на північ, окремі родини ногохвісток демонструють подібні тенденції широтно-зональних змін розмаїття. Так, наприклад, у родин Oncopoduridae, Paronellidae, Entomobryidae і Neanuridae (особливо підродина Neanurinae) відбувається зниження таксономічного багатства за цим просторовим вектором на Євразійському континенті, а в Isotomidae – навпаки зростання. Відмінні тренди розмаїття вздовж європейського і азіського широтних трансектів виявлені для родин Onychiuridae, Bourletiellidae, Hypogastruridae і Tullbergiidae. Описану вище відмінність просторового розподілу таксонів можна пояснити компенсаційними механізмами, навленими на підтримання достатнього рівня біорозмаїття у різних природно-кліматичних умовах [16] і фауногенетичними особливостями макрорегіонів.

Подібні тенденції просторових змін встановлені нами і для гірських фаун вздовж широтно-зонального градієнту екологічних умов (рис. 2). Зокрема, у напрямі із півдня на північ зростає видове розмаїття родин Isotomidae, Hypogastruridae, Onychiuridae і Bourletiellidae у складі цих регіональних фаун і знижується – Entomobryidae, Oncopoduridae+Paronellidae, Neanurinae і Sminthuridae. Родини Arrhopalitidae і Tullbergiidae демонструють тенденцію до зростання видового розмаїття лише у середній частині кліматичного градієнту, що відповідає помірному і субтропічному поясам.

Для родів, як і для родин також характерні різні варіанти змін абсолютного і відносного видового багатства в регіональних фаунах вздовж широтного градієнту. У переважній більшості родів наповненість видами знижується у північному напрямку. Однак, окремі з них (*Anurida*, *Hypogastrura*, *Ceratophysella*, *Protaphorura*, *Hymenaphorura*, *Willemia*, *Parisotoma*, *Vertagopus*), навпаки, демонструють тенденцію до зростання адаптивної радіації з півдня на північ. Значну частину родів у Євразії, на підставі своєї широтно-зональної приуроченості, можна поділити на північні або південні в широкому розумінні. Наприклад, північними ро-

дами, які не трапляються на півдні, є *Chaetaphorura*, *Megaphorura*, *Corynothrix*, *Multivesicula*, *Uralaphorura*, відповідно південними – *Superodontella*, *Folsomides*, *Cryptopygus*, *Jasenikia*, *Cyphoderus*, *Pseudosinella*, *Onychiurus*, *Deuteraphorura*, *Fasciosminthurus*, *Bilobella* і багато інших. Причому, південних родів є значно більше ніж північних. Для порівняння можна підкреслити, що у фауні України нами виявлено 69 родів, що не відмічені в європейській Арктиці, тоді як всього 4 таких північних роди відсутні у дослідженій регіональній фауні. Найбільше специфічних для південних регіонів родів виявлено серед родин Onychiuridae (13) і Isotomidae (12).

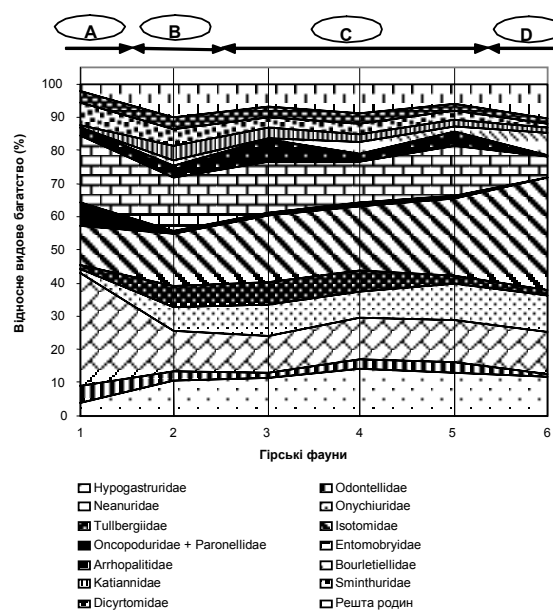


Рис. 2. Зміни відносного видового багатства деяких родин колембол в гірських фаунах північної півкулі Землі (в % від загального розмаїття регіональної фауни). Гірські фауни: 1 – тропічні ліси Дої Інтанон (Таїланд) [21], 2 – Гори Кармель (Ізраїль), 3 – Кримські гори (Україна), 4 – Пеніни (Польща) [27], 5 – Українські Карпати, 6 – Таймир (Росія) [3]. Кліматичні пояси: А – субекваторіальний, В – субтропічний, С – помірний, D – арктичний

Fig. 2. Changes of relative species richness of some families of Collembola in mountain faunae of north hemisphere of Earth (in % from the general diversity of regional fauna). Mountain faunae: 1 – the tropical forests of Doi Inthanon (Thailand) [21], 2 – Mts. Carmel (Israel), 3 – the Crimean Mts. (Ukraine), 4 – Pieniny (Poland) [27], 5 – Ukrainian Carpathians, 6 – Taimyr (Russia) [3]. Climatic belts: A – subequatorial, B – subtropical, C – temperate, D – arctic

Досить показовим є співвідношення питомих часток різних родів у загальній структурі регіональних фаун. Для значної частини широтного діапазону від субтропіків до Арктики провідними за розмаїттям родами у регіональних фаунах є *Folsomia*, *Hypogastrura*, *Ceratophysella*, *Protaphorura*, *Mesaphorura*, *Desoria*, *Entomobrya*, *Lepidocyrtus*, *Pseudosinella*, *Xenylla*, *Friesea*. Однак, Азія і

Європа характеризуються дещо відмінними трендами таксономічної структури фаун на рівні родів у макрогеографічному масштабі. У південних регіонах Європи із помірним і субтропічним кліматом, у порівнянні із арктичними та бореальними, помітно зростає видове багатство у родах *Pseudachorutes*, *Entomobrya*, *Lepidocyrtus*, *Micraptorura*, *Metaphorura*, *Endonura*, *Xenylla*, *Friesea*, *Tetracanthella*, *Neanura*, *Arrhopalites*, *Sminthurus* і ін. Крім того, додається значна частина таких південних родів як *Orchesella*, *Pseudosinella*, *Superodontella*, *Axenylloides*, *Acherontiella*, *Pseudachorudina*, *Folsomides*, *Cryptopygus*, *Isotomodes*, *Deutonura*, *Onychiurus*, *Seira* і багато інших, які не проникають в арктичні широти.

Натомість Європейська Арктика характеризується лише зростанням видового розмаїття у родах *Anurida*, *Parisotoma* і *Vertagopus*, і як вже було зазначено вище, сюди додається всього чотири північних роди *Megaphorura*, *Chaetaphorura*, *Uralaphorura* і *Corynotrix*, що не виявлені за межами полярного кола.

В тропічних і субтропічних поясах Азії за видовим розмаїттям домінують роди *Lobella*, *Lepidocyrtus*, *Seira*, *Salina*, *Siamanura*, *Callyntrura*, *Coecobrya*, *Cyphoderus*, *Sphaeridia*, *Ptenothrix*, *Sphyrotheca*, *Pseudachorutes* і ін. Найбагатші за видовим розмаїттям роди належать, переважно, до еволюційно просунутих таксонів, зокрема підродин *Neanurinae*, *Entomobryinae*, *Lepidocyrtinae*, а також родини *Ragonellidae*. Північніше у Середній Азії та Південному Сибіру, за рахунок ксеротизації середовища, на домінуючі позиції за видовою наповненістю виходять таксони *Entomobrya*, *Mesaphorura*, *Micraptorura*, *Protaphorura*, *Folsomia*, *Xenylla*, *Cryptopygus*, *Pseudosinella*, *Desoria*. До них також додаються деякі локально поширені роди, зокрема *Tuvia*, *Mucracanthus*, *Jacutogastrura*, *Jacekaphorura*, *Sibiracanthella*, *Sahacantella*. Натомість, в азійському секторі Арктики, у порівнянні

із південними кліматичними поясами, зростає видове розмаїття у родах *Anurida*, *Ceratophysella*, *Hypogastrura*, *Hymenaphorura*, *Heterosminthurus*, *Parisotoma*, *Desoria* і *Micraptorura*. Окрему групу формують роди *Multivesicula*, *Weberacantha*, *Uralaphorura*, *Kalaphorura*, *Heteraphorura*, *Endonura* і *Corynotrix*, які не виявлені за межами арктичних широт в Азії.

Окремі таксони ногохвісток надають очевидну перевагу горам, а не рівнинам. Зокрема, гірські регіони середньої і південної Європи виділяються підвищеними показниками адаптивної радіації таких родів як *Tetracanthella*, *Endonura*, *Ceratophysella*, *Hypogastrura*, *Deutonura*, *Friesea*, *Superodontella*, *Onychiuroides*, *Arrhopalites*, *Pygmarrhopalites*, *Hymenaphorura*, південно-східної Азії – *Himalmeria*, *Protaphorura*, *Tuvia*, *Isotomiella*, *Uzelia*, *Narynia*, *Sahacanthella*, *Jacekaphorura*, *Secotomodes* і ін. Для Арктики специфічних монтанних форм, очевидно, є дуже мало і більшість таксонів, що виявлені у горах мають різні типи зональних арктичних ареалів. Лише рід *Corynotrix* з найбільшою упевненістю можна вважати арктично-гірським. Підвищені показники адаптивної радіації у горах Арктики очевидно мають таксони *Hypogastrura*, *Ceratophysella*, *Parisotoma*, *Protaphorura* і *Anurida*. В останній час виявлені роди, що мають диз'юнктивні аркто-монтанні або борео-монтанні ареали поширення. Наприклад, рід *Secotomodes* трапляється у західно-сибірському секторі Арктики і в гірських регіонах Кавказу та Алтаю, а рід *Narynia* – в полярних і приполярних регіонах північно-східної частини Сибіру, а також у горах Паміру і Тянь-Шаню.

Важливою характеристикою таксономічного розмаїття регіональних фаун є насиченість надвидових таксонів. Показники насиченості вищих таксонів колембол в окремих регіональних фаунах Європи наведені у таблиці 1.

Таблиця 1. Насиченість надвидових таксонів в регіональних фаунах Collembola території Європи

Table 1. A saturation of superspecies taxa in regional faunas of Collembola of Europe

Region	G/F	S/F	S/G	G ₁
Європейська Арктика загалом	4,4	13,6	3,2	53,8 (42)*
Східно-європейський сектор Арктики	2,9	6,9	2,3	60,0 (28)*
Україна загалом	6,9	28,3	4,1	40,0 (56)*
Зона мішаних лісів	3,9	9,9	2,5	50,8 (32)*
Зона широколистяних лісів	5,5	16,0	3,0	47,1 (49)*
Лісостепова зона	4,6	14,6	3,1	42,5 (37)*
Степова зона	5,0	14,8	3,0	45,5 (46)*
Українські Карпати	4,6	15,5	3,4	45,3 (39)*
Кримські гори	4,8	11,3	2,3	46,6 (41)*
Іберійський півострів	5,1	30,6	5,9	35,3 (42)*
Південна Португалія	3,8	10,3	2,7	50,7 (33)*

Примітка. Середня видова насиченість родин (S/F) і родів (S/G) та середня родова насиченість родин (G/F); G₁ – частка родів з одним видом (у % від загального їх багатства); *(загальна кількість родів з одним видом)

Як видно із таблиці, ці показники залежать від площі території. Тобто, чим більша площа, тим вищі їх значення або, інакше кажучи, вищий рівень насичення родин родами та видами, а родів

відповідно видами, а також менша частка родів, представлених одним видом у дослідженій фауні. Показники насиченості видами середньостатистичних роду і родини (S/G і S/F) у регіональних фау-

нах демонструють тенденцію до зниження у напрямку із півдня на північ. Натомість, індекс насичення родами середньостатистичної родини (G/F) є найвищим для помірних широт (регіональна фауна України) і знижується в південному і північному напрямках у межах європейського континенту. Абсолютна кількість родів з одним видом також є найвищою в помірних широтах України, але відносна частка таких таксонів у регіональній фауні – в арктичних. Це зв'язано із дворазовим зниженням кількості родів в арктичній фауні ногохвісток у порівнянні з українською. Лише 6 родів у фауні європейської Арктики, та 17 родів – України та Іберійського півострова містять 10 і більше видів. Серед них найбагатшими за кількістю видів в Арктиці є *Folsomia* (22), *Protaphorura* (16), *Desoria* (16) і *Hypogastrura* (15), в Україні – *Protaphorura* (25), *Folsomia* (22), *Entomobrya* (22), *Orchesella* (20), *Pseudosinella* (18), *Xenylla* (16), *Desoria* (16) і ін., на Іберійському п-ві – *Pseudosinella* (53), *Tetracanthella* (25), *Protaphorura* (22), *Entomobrya* (22), *Friesea* (20), *Detonura* (17), *Hypogastrura* (17), *Pseudachorutes* (16), *Folsomia* (15) і ін. По одному виду мають від 28 до 56 родів.

Порівняльний аналіз широтних трендів таксономічного розмаїття колембол як у межах території України так і в макрогеографічному масштабі свідчить про те, що зміни кількісних пропорцій вищих таксонів у регіональних фаунах не є формальними, а відображають їх системну організацію, як структурних частин ценотичних і біотичних форм життя. На це, зокрема, неодноразово звертав увагу Ю.І. Чернов [16], досліджуючи зміни структурних параметрів окремих груп біоти у широтному градієнті кліматичних факторів. У деяких випадках можна говорити про явище зонального екологічного вікаріату вищих таксонів на рівнях рядів, родин чи навіть родів. Зокрема, на зональному азійському трансекті від тропіків до Арктики відносна частка ряду *Poduromorpha* зростає в 1,7 рази, а частка ряду *Entomobryomorpha* за виключенням відносно архаїчної родини *Isotomidae* навпаки, знижується у 10,7 раз, а разом із нею – у 1,6 рази (рис. 1). Іншим прикладом можуть бути представники родин *Ragonellidae* і *Oncopoduridae*, які домінують за показниками таксономічного багатства у комплексах колембол тропічних широт і втрачають свої позиції в регіональних фаунах із просуванням на північ. Вже у помірних широтах вони представлені поодинокими таксонами, а в арктичних – взагалі відсутні, де замінюються їх "екологічними еквівалентами" представниками родин *Isotomidae*, *Hypogastruridae* і *Onychiuridae*. Останні три родини переважають за розмаїттям в Арктиці, натомість у тропіках їх відносна представленість різко падає. Варто підкреслити, що *Ragonellidae* і *Oncopoduridae* належать до прогресивних, еволюційно просунутих груп, а *Isotomidae*, *Hypogastruridae* і *Onychiuridae* – низького філогенетичного рівня. Численні приклади просторового заміщення таксонів на рівні родів у широтних градієнтах умов були нами наведені вище.

Локальні фауни. Показовішим є аналіз варіювання таксономічного розмаїття локальних фаун (ЛФ) ногохвісток, у порівнянні із регіональними, вздовж значного за протяжністю широтного відрізка, що включає різні природні зони. ЛФ розглядають як цілісну природну систему таксонів, а оптимальними показниками для їх зіставлення пропонують загальне і відносне багатство таксонів [10, 16]. Нажаль, сьогодні у літературі обмаль даних про ЛФ ногохвісток. Окремі показники об'єму ЛФ цих тварин наведені переважно для арктичних та помірних широт [1, 3–7, 24–26 і ін.]. Однак, не завжди опубліковані дані є порівняльними, оскільки стосуються відмінних за площею територій та є результатом різних за інтенсивністю і широтою охоплення досліджень. Тому, для проведення аналізу нами вибрані найбільш відповідні літературні дані.

У результаті проведеної роботи встановлено, що на більшій частині широтно-зонального градієнту екологічних умов Євразії від субтропіків до арктичних пустель підтримуються високі показники таксономічного багатства локальних фаун колембол (табл. 2). Значне зниження числа родин, родів і видів у складі ЛФ відмічено лише в Арктиці, особливо при переході від типових до арктичних тундр. Незважаючи на це, показники насиченості вищих таксонів ногохвісток (G/F, S/F, S/G) продовжують залишатися відносно високими і помітно знижуються лише в полярних пустелях при різкому падінні таксономічного багатства ЛФ. Причому, зональний тренд показника S/G виражений слабше ніж два інших і для окремих зон встановлена його секторна диференціація.

Загалом, досліджена нами динаміка показників насиченості вищих таксонів свідчить про поступове і рівномірне зниження розмаїття видів, родів і родин ногохвісток і заміну одних таксонів іншими вздовж дослідженого градієнту умов. Максимальні показники таксономічного багатства ЛФ колембол на рівні видів, родів і родин характерні для лісових зон помірного поясу, а мінімальні – арктичних широт. Крім того, у гірських регіонах зафіксовані вищі показники філетичного розмаїття ніж у рівнинних. Високі величини таксономічного багатства у горах можна пояснити висотною поясністю, тобто вищим ландшафтним розмаїттям і більшою кількістю мікрооселищ на одиницю площі. Для деяких природних зон і гірських регіонів відмічено досить широкий діапазон варіювання індексів абсолютного і відносного багатства таксонів, що зв'язано із нерівномірним вивченням локальних фаун ногохвісток. При порівнянні числа таксонів фауни ногохвісток великих регіонів або при нерівномірному вивченні ЛФ, ступінь таксономічного розмаїття може бути виражений через показник питомого багатства таксонів. Його можна оцінювати через число таксонів на площі стандартного розміру (наприклад 1 x 1 м), але краще представити як середнє арифметичне значення числа таксонів в ЛФ, що відносяться до конкретного регіону [10].

Таблиця 2. Кількісні показники таксономічного багатства деяких локальних фаун колембол Палеарктики

Table 2. Quantitative indexes of taxonomical richness of some local springtails faunas of Palearctic

Широтні зони (кількість фаун)	Автор	F	G	S	G/F	S/F	S/G
Полярних пустель (10)	Бабенко, Булавинцев, 1997	3–6 (4,5)	7–16 (9,7)	11–25 (15,2)	1,0–3,2 (2,2)	2,2–5,0 (3,5)	1,3–1,7 (1,6)
Арктичних тундр (3)	Ананьева и др., 1987; Fjellberg, 1984; Бабенко, 2003	8–10 (8,6)	21–26 (23,6)	43–47 (45,3)	2,6–3,0 (2,7)	4,7–5,7 (5,3)	1,8–2,0 (1,9)
Типових тундр (2)	Бабенко, 2003, 2005	12–14 (13)	34–40 (37)	70–89 (79,5)	2,8–2,9 (2,8)	5,8–6,4 (6,1)	2,1–2,2 (2,1)
Південних тундр (2)	Ананьева и др., 1987; Бабенко, 2003	14–17 (15,5)	46 (46)	88–111 (99,5)	2,7 (3,0)	6,3–6,5 (6,4)	2,4 (2,2)
Північної тайги (3)	Pomorski, Skarżyński, 1995; Бабенко, 2002, 2003	14–17 (15,4)	40–50 (45,5)	90–110 (102,7)	2,3–3,2 (3,0)	5,9–6,5 (6,7)	2,1–2,6 (2,3)
Мішаних лісів (2)	Солнцева и др., 1982; власні дані	17–20 (18,5)	53–65 (59)	117–150 (133,5)	3,1–3,2 (3,2)	6,9–7,5 (7,2)	2,2–2,3 (2,3)
Широколистяних лісів (4)	Власні дані	18–19 (18,4)	58–61 (59,8)	121–137 (132)	3,2–3,3 (3,3)	6,7–7,2 (7,2)	2,0–2,2 (2,2)
Лісостепу (1)	Власні дані; Тарашук, 1984; Безкровна, 2008	17	57	111	3,3	6,5	2,0
Степу (3)	Власні дані; Бондаренко, 2002; Старостенко, 2004	15–16 (15,4)	54–56 (54,7)	107–129 (117)	3,5–3,6 (3,6)	7,1–8,6 (7,6)	2,0–2,4 (2,1)
Субтропіків (2)	Власні дані; Gama et al., 1998; Broza et al., 2004	15–17 (16)	48–64 (56)	75–113 (94)	3,2–3,8 (3,5)	5,0–6,6 (5,9)	1,6–1,8 (1,7)
<i>Гори Східної Європи:</i>							
Пеніни (1)	Weiner, 1981	19	90	197	4,7	10,4	2,2
Українські Карпати (3)	Власні дані	15–17 (15,7)	57–67 (63)	117–144 (127,7)	3,8–4,5 (4,0)	7,2–9,6 (8,1)	1,9–2,1 (2,0)
Кримські гори (1)	Капрусь и др., 2006	16	70	155	4,4	9,7	2,2
Карконоші (1)	Skarżyński, 2001	17	71	128	4,2	7,5	1,8
Бещади (1)	Sterzyńska, Kaprus', 2000	15	51	116	3,4	7,7	2,3
Низькі Бескиди (1)	Smolis, Skarżyński, 2003	18	66	118	3,7	6,6	1,8

Примітка. У дужках 3–8 стовпців таблиці наведено значення показника питомого багатства таксонів (пояснення див. у тексті)

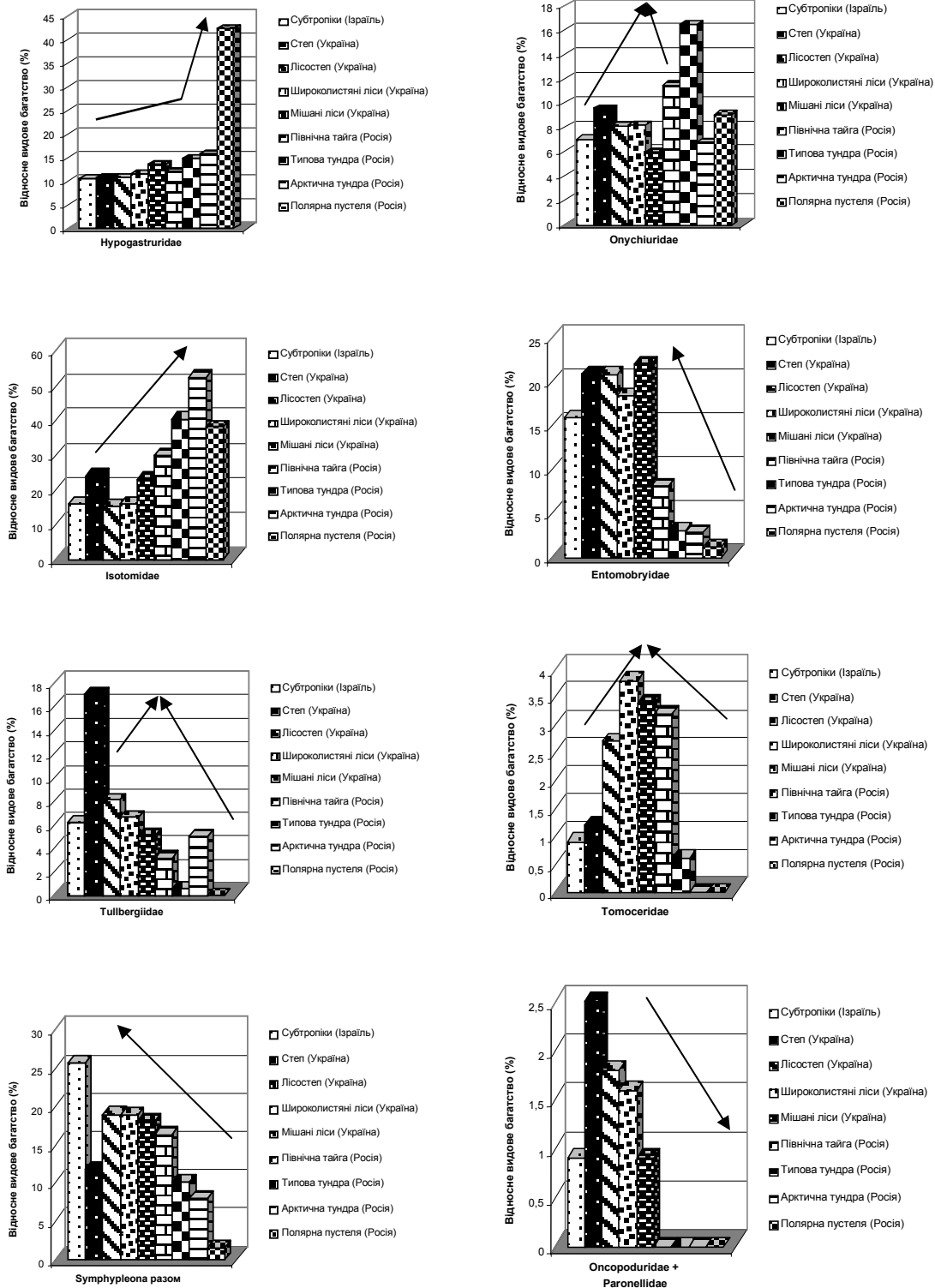
Обчислення цього показника, наведене у таблиці 2, дозволяє чіткіше окреслити широтно-зональний тренд параметрів таксономічного розмаїття ЛФ ногохвісток. Отже, максимум показників таксономічного багатства за середнім їх значенням характерний для лісових зон помірного поясу, а зниження величини цих індексів відбувається як у напрямку арктичних так і субтропічних широт. Причому, зниження показників таксономічного багатства ЛФ колембол у напрямку Арктики відбувається значно швидше ніж у напрямку субтропіків.

У порівняльному аспекті цікаві також дані стосовно відносного багатства таксонів локальних фаун, або частки, яку складає середнє число видів, родів і родин в ЛФ від загального числа відповідної таксономічної категорії всієї фауни у конкретному регіоні (провінції, зони) [10]. Виявилось, що для природних зон території України частка родин, родів і видів ЛФ по відношенню до зональних зростає у ряду степова зона – зона мішаних лісів (для родин: 77 – 100%, для родів: 55,8 – 95,2%, для видів 39,9 – 83,0% відповідно). Тобто, у ЛФ мішаних лісів представлена більша кількість родин, ро-

дів і видів ногохвісток даної природної зони ніж у ЛФ степу. Натомість, ЛФ колембол південних гір Криму репрезентують більше таксономічного багатства даної гірської країни ніж розташовані північніше ЛФ Українських Карпат.

Іншим інформативним критерієм для оцінки холології біорозмаїття може бути представленість вищих таксонів у локальних фаунах вздовж макроеографічних градієнтів середовища. Інакше кажучи, важливо визначити середню частку конкретних родів або родин в ЛФ певних регіонів, наприклад, широтних зон. Нами уперше проведений аналіз середньої представленості родин колембол у ЛФ Західної Палеарктики від субтропіків до полярних пустель (рис. 3).

Встановлено, що різні родини демонструють індивідуальні патерни широтних змін відносного видового багатства (на рисунках вони відображені стрілками), які інколи можуть співпадати. Причому, динаміка відносної представленості родин у ЛФ вздовж широтного градієнту умов краще відображає макроеографічні особливості розподілу таксономічних груп колембол порівняно із їх представленістю у зональних фаунах.



Вектор широтного градієнту: →

Рис. 3. Відносне видове багатство деяких родин ногохвістків в локальних фаунах від субтропічних до полярно-пустельних широт (Західна Палеарктика)

Fig. 3. Relative species riches of some families of Collembola in local faunae from subtropical to the polar deserted latitudes (Western Palearctic)

Загалом можна виділити чотири типи тенденцій родин щодо їх відносної представленості видами у ЛФ вздовж широтного градієнту умов від субтропіків до полярних пустель: 1) родини, частка яких зростає (*Hypogastruridae*, *Isotomidae*), 2) родини, частка яких знижується (*Entomobryidae*, *Odontellidae*, *Oncopoduridae* + *Paronellidae*, представники ряду *Symphyleona* в цілому і, зокрема, *Katiannidae* та *Sminthuridae*), 3) родини, частка яких досягає максимуму (рідко двох максимумів) в окремих зональних умовах, знижуючись одночасно як у південному, так і північному напрямках (*Bourletiellidae*, *Tomoceridae*, *Neanuridae*, *Onychiuridae*, *Tullbergiidae*, *Dicytomidae*), 4) відносно рівномірний розподіл часток родин у дослідженому градієнті умов (*Brachysto-mellidae*, *Poduridae*, *Sminthuridae*, *Neellidae*).

Таку індивідуальність просторових патернів динаміки відносного багатства родин можна пояснити не тільки екологічними перевагами вищих таксонів (наприклад, родина *Tomoceridae* загалом гумідофільніша ніж *Katiannidae*) і регіональними фауногенетичними особливостями, але й глобальними еволюційними причинами. Основна еволюційна причина – різний рівень філетичної просунутості таксонів. На прикладі деяких груп організмів показано, що при просуванні від екваторіальних до арктичних широт змінюється співвідношення таксонів різного еволюційного рівня [14, 16]. На території Західної Палеарктики питома частка відносно примітивних з еволюційної точки зору родин ногохвістків (*Hypogastruridae*, *Onychiuridae*, *Isotomidae*) в ЛФ зростає від субтропічних до арктичних широт. Наприклад, представленість видів із цих трьох родин разом в ЛФ полярних пустель в середньому досягає 90 %, типових тундр – 72 %, північної тайги – 54%, широколистяних лісів – 36 %, а середземноморських субтропіків – 33 %. Частка цих трьох родин в ЛФ колембол українського степу дещо зростає порівняно з ЛФ широколистянолісової та лісостепової зон. Вона є приблизно співрозмірною із часткою, яку складають ці родини у мішанолісових локальних фаунах. Це можна пояснити завдяки появі у степовій зоні низки аридофільних видів та родів із цих архаїчних родин. Натомість, еволюційно просунуті родини класу колембол (*Entomobryidae*, *Oncopoduridae*, *Paronellidae*, а також ряду *Symphyleona* в цілому) демонструють протилежну тенденцію до зростання відносної представленості у складі ЛФ із півночі на південь. Зокрема, їх сумарний відсоток збільшується від майже 3 % в полярних пустелях до 43 % у субтропіках Середземномор'я (рис. 3.).

Для родів як і для родин характерні різні варіанти змін видового багатства і відносної представленості в ЛФ у широтному градієнті умов. Загалом, ці зміни аналогічні до таких, що описані нами вище для регіональних фаун Євразії, але на прикладі таксономічної структури ЛФ відслідковуються краще. Для більшості родів їх видове багатство зростає за південним вектором. Однак, деякі із них (*Hypogastrura*, *Folsomia*, *Desoria*, *Protaphorura*,

Vertagopus), навпаки, демонструють зростання видового розмаїття із просуванням на північ. Значно репрезентативнішим у порівняльному широтно-зональному аспекті є аналіз відносного видового багатства родів ногохвістків у складі локальних фаун. Для значної частини дослідженого нами широтного діапазону умов ключовими за розмаїттям родами в ЛФ є *Hypogastrura*, *Cerato-physella*, *Folsomia*, *Desoria*, *Anurida*, *Entomobrya* і *Protaphorura*. Незначна частина родів характерні лише для поодиноких локальних фаун (*Jasenikia*, *Spinonychiurus*, *Odontellina*, *Gisinea*, *Calx* і ін.), що зв'язано із їх регіональними поширенням або спорадичним траплянням.

Частка родів, що представлені у ЛФ одним видом (одновидові роди) також змінюється векторизовано у широтному діапазоні умов Західної Палеарктики. Зокрема, нами відмічено зростання цього показника в кліматичному градієнті від субтропіків до Арктики. Найбільше таких родів виявлено нами у ЛФ полярної пустелі (в середньому 40%, максимум 60%) і найменше – субтропіків і широколистяних лісів (28%, мінімум 24%). Інакше кажучи, при просуванні із півдня на північ не тільки зникають окремі роди із складу ЛФ, але й різко знижується видове розмаїття у більшості широкопоширених родів. Тому, у полярних пустелях значна їх частина представлена всього одним еврибіонтним або арктичним видом.

Висновки

Таким чином, аналіз макроеографічних трендів основних параметрів таксономічного розмаїття фауни колембол підтверджує положення про її системну організацію як компоненту педобіоти. Основними аргументами на користь цього твердження можуть бути індивідуалістичний розподіл надвидових таксонів та приклади їх екологічного вікаріату в широтному градієнті кліматичних умов Євразії, а також прояв компенсаційних процесів, що характерні не тільки для біогеоценологічного рівня, але й для біотичних систем, серед яких є клас колембол. Компенсаційні явища найкраще виражені в екстремальних кліматичних умовах при збідненні видового розмаїття як у складі фаун північних територій із дефіцитом тепла, так і південних – вологості. Зниження рівня розмаїття одних таксонів на широтно-зональному трансекті найчастіше супроводжується його зростанням в інших. Тому, група колембол в цілому, може зберігати свою ценотичну роль у різних природних умовах.

Встановлено, що у географічному поширенні таксонів різного ієрархічного рівня відсутні єдині екологічні рубежі про що свідчить нерівномірна зміна числа видів у родах і родинах вздовж дослідженого градієнту умов. Класу колембол властиві передбачувані широтно-зональні зміни композиції таксонів у складі регіональних чи локальних фаун. Вищі таксони ногохвістків по відношенню до екологічних факторів середовища поведуть себе як

цілісні структурні блоки із різними адаптивними можливостями окремих філетичних груп.

Характерною особливістю хорології розмаїття ногохвісток є регіональна (секторна) диференціація фауни, що визначає меридіональну різноваріантність

широтних трендів таксономічного багатства. Властивості цілісної системи класу *Collembola* найкраще проявляються при аналізі параметрів розмаїття локальних фаун у залежності від просторових градієнтів кліматичних факторів.

1. *Ананьєва С. И., Бабенко А. Б., Чернов Ю. И.* Ногохвостки (*Collembola*) в арктических тундрах Таймыра // Зоологический журнал. – 2002. – Т. 81, № 7. – С. 779–796.
2. *Бабенко А. Б.* Коллемболы Арктики: структура фауны и особенности хорологии: автореф. дисс. ... д-ра биол. наук: спец. 03.00.08 "Зоология" и 03.00.16 "Экология" – М., 2005. – 48 с.
3. *Бабенко А. Б.* Ногохвостки Западного Путорана: Фауна и высотная дифференциация населения // Зоологический журнал. – 2002. – Т. 81, № 7. – С. 779–796.
4. *Бабенко А. Б.* Ландшафтная хорология коллембол Таймыра. 2. Широтная дифференциация фауны // Зоологический журнал. – 2003. – Т. 82, № 9. – С. 1051–1063.
5. *Бабенко А. Б., Булавинцев В. И.* Ногохвостки (*Collembola*) полярных пустынь Евразии // Зоологический журнал. – 1997. – Т. 76, № 4. – С. 409–417.
6. *Капрусь І. Я.* Ногохвістки (*Collembola*) лісових і лучно-степових екосистем Медоборів // Охорона біорізноманіття: теоретичні та прикладні аспекти: Збірник науково-технічних праць. – Львів: УкрДЛТУ. – 2000. – № 10. 3. – С. 283–292.
7. *Капрусь І. Я., Поморські Р. Я., Скаржынські Д., Потанов М. Б.* Ногохвостки (*Collembola*) Крима // Зоологический журнал. – 2005. – Т. 85, № 9. – С. 1076–1085.
8. *Капрусь І. Я., Шрубович Ю. Ю., Таращук М. В.* Каталог колембол (*Collembola*) і протур (*Protura*) України. – Львів, 2006. – 164 с.
9. *Кузнецова Н. А.* Организация сообществ почвообитающих коллембол. – М.: ГНО Прометей, 2005. – 244 с.
10. *Морозова О. В.* Таксономическое богатство флоры Восточной Европы: факторы пространственной дифференциации. – М.: Наука, 2008. – 328 с.
11. *Старостенко О. В.* Колемболы (*Collembola*, *Entognatha*) заповідних територій південного сходу України: фауна та екологія: автореф. дис. ... к-та біол. наук: спец. 03.00.08 "Зоологія" – К., 2004. – 22 с.
12. *Чернов Ю. И.* Понятие животное население и принципы геоэкологических исследований // Журнал общей биологии. – 1971. – Т. 32, № 4. – С. 425–438.
13. *Чернов Ю. И.* Природная зональность и животный мир суши. – М.: Мысль, 1975. – 222 с.
14. *Чернов Ю. И.* Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами различных таксонов / Фауногенез и филоценогенез (ред. Ю.И. Чернов). – М.: Наука, 1984. – С. 154–174.
15. *Чернов Ю. И.* Биота Арктики: таксономическое разнообразие // Зоологический журнал. – 2002. – Т. 81, № 2. – С. 1411–1431.
16. *Чернов Ю. И.* Экология и биогеография. Избранные работы. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 580 с.
17. *Чернов Ю. И.* Экологическая целостность надвидовых таксонов и биота Арктики // Зоологический журнал. – 2008. – Т. 87, № 10. – С. 1155–1167.
18. *Babenko A., Fjellberg A.* *Collembola septentrionale*. A catalogue of springtails of the Arctic regions. – М.: KMK Scientific Press Ltd, 2006. – 190 p.
19. *Babenko A. B.* Collembolan fauna of the Turukhansk Territory // Russian Entomological Journal. – 2007. – Vol. 16, № 4. – P. 361–383.
20. *Dányi L., Traser G.* An annotated checklist of the fauna of Hungary (Hexapoda: Collembola) // Opusc. Zool. Budapest. – 2008. – Vol. 38. – P. 3–82.
21. *Deharveng L., Bedos A.* Factors influencing diversity of soil Collembola in a Tropical Mountain Forest (Doi Inthanon, Northern Thailand) / Soil biota, nutrient cycling and farming systems. – Boca Raton, Ann Arbor, London, Tokyo: Lewis Publishers, 1993. – P. 91–111.
22. *Furuno K., Hasegawa M., Hisamatsu M., Ichisawa K., Ito R., Nijima K., Suma Y., Tamura H., Tanaka S.* List of Collembolan Species Recorded from Japan and their Japanese Names // Edaphologia. – 2000. – № 66. – P. 75–88.
23. *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. – Vol. 21. – P. 1–231.
24. *Kaprus' I. J.* The fauna of springtails (*Collembola*) from selected habitats in Roztocze // Fragmenta faunistica. – 1998. – Vol. 41, № 3. – P. 15–28.
25. *Kaprus' I. J.* Reaction of *Collembola* communities to anthropogenic substitution of forests in the Upper Dnister Basin (Eastern Beskidy) // Roczniki Bieszczadzkie. – 1999. – Vol. 8. – P. 257–270.
26. *Kaprus' I. J., Sterzyńska M.* Niche differentiation among epigeic Collembola in primeval Carpathian beech and ash forests in Uzshans'ky National Park (Ukraine) // Contributions to Soil Zoology in Central Europe I. / Tajovsky K., Schlaghamersky J., Pizl V. (eds.). – Ceske Budejovice, 2005. – P. 47–51.
27. *Weiner W. M.* Collembola of the Pieniny National Park in Poland // Acta zoologica cracoviensia. – 1981. – Vol. 25, № 18. – P. 417–500.
28. *Yayuk R. S.* Revised check list of Collembola from Indonesia and its adjacent regions // AZAO. – 1989. – Vol. 1. – P. 1–22.

Отримано: 11 червня 2010 р.

Прийнято до друку: 24 червня 2010 р.