

УДК 595.7+591.5

І.Я. Капрусь

ТАКСОНОМІЧНА СТРУКТУРА І ТИПОЛОГІЯ РЕГІОНАЛЬНИХ ФАУН НОГОХВІСТОК (COLLEMBOLA) ЄВРАЗІЇ

Капрусь І.Я. Таксономическая структура и типология региональных фаун ногохвосток (Collembola) Евразии // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26. – С. 39-50.

На основани критического изучения литературных данных и собственных исследований описана таксономическая структура региональной фауны коллембол Украины. Анализ таксономических спектров ведущих за видовым разнообразием семейств позволил впервые предложить классификационную схему региональных фаун этих микроартропод территории Евразии с выделением типов, подтипов и классов. С использованием показателя гетерохронности индивидуальных фаун коллембол подтверждена гипотеза о "вытеснении примитивных форм организмов на край адаптивной зоны таксона".

Kaprus' I.J. Taxonomical structure and typology of regional Collembola faunae of Eurasia // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. 39-50.

On the basis of critical study of literary information and own researches the taxonomical structure of Ukrainian regional fauna of Collembola is described. There are first selected types, subtypes and classes of regional faunae of springtails on the territory of Eurasia as result of analysis of taxonomical spectrums of prevail families after the species diversity. With the use of heterochronology index of individual springtails faunae is confirmed hypothesis about "supplanting of primitive forms of organisms on the edge of adaptive area of the taxon".

Серед основних напрямів дослідження біорізноманіття на сучасному етапі переважає вивчення просторових змін цього показника під впливом абіотичних факторів. Вивчення хорології біорізноманіття традиційно базується на двох підходах, зокрема зонально-типологічному, або екологічному, і регіонально-індивідуалістичному, або історичному [7]. Екологічний підхід, як правило, передбачає широтно-зональний аспект аналізу фауни. Тренди різноманіття сьогодні вивчають у різному просторовому масштабі: глобальному, регіональному, локальному і біоценотичному. Незважаючи на значний інтерес до вивчення глобальних трендів різноманіття біоти, мало уваги все-ще приділяється аналізу хорології біорізноманіття на регіональному та локальному рівнях [13]. Крім того, тренди різноманіття таксонів, навіть такого високого рангу як клас, у широтному кліматичному градієнті демонструють індивідуалістичний характер [10]. Пошук біологічних причин варіювання просторового різноманіття окремих таксонів живих організмів може бути ключем для розуміння механізмів еволюційних перетворень і генезису основних біомів Землі. Дослідження структури тваринного населення Землі і хорології біорізноманіття відповідають спеціальному науковому напрямку, який межує із синекологією та біогеографією, і який за пропозицією А.Н. Формозова [6] можна назвати *геозоологією*. Основне завдання геозоології – кількісна характеристика структури тваринного населення і типологія угруповань у ландшафтно-зональному плані [7]. На думку Ю.І. Чернова [6], основою розвитку геозоології повинна слугувати *грунтова зоологія*. Оскільки геозоологічні

дослідження базуються на принципі домінування, то для вивчення просторових змін структури тваринного населення доцільно обирати такі групи організмів, які переважають за показниками екологічного різноманіття, маси, чисельності тощо. Метою цієї роботи було дослідження просторових змін таксономічної структури регіональних фаун класу *Collembola* у макрогеографічному масштабі як біоценотично автономної та екологічно інформативної групи мікроартропод, що зберігають домінуючі позиції у складі ґрунтової фауни. В результаті проведених досліджень уперше запропонована схема типізації регіональних фаун ногохвісток території Євразії та проведено оцінку їх гетерохронності у широтно-зональному аспекті – від тропіків до Арктики.

Матеріал і методологія досліджень

Робота ґрунтується як на аналізі літературних даних стосовно вивчення регіональних фаун колембол Євразії, так і на власних польових дослідженнях цієї групи ґрунтових тварин на теренах України, Ізраїлю та південно-східного регіону Німеччини. Система класу *Collembola* та інформація про світове різноманіття окремих таксонів використані нами із спеціального веб-сайту [15]. Для аналізу таксономічної структури фауни ногохвісток України використано нещодавно опублікований нами каталог [4]. Для аналізу хорології різноманіття колембол застосовано методологічні підходи Ю.І. Чернова, що викладені ним у збірнику наукових праць "Екологія і біогеографія" [11]. При проведенні польових досліджень ногохвісток використано загальноприйняті методи ґрунтово-зоологічних досліджень [5]. Протягом 1986-2010 рр. нами відібрано близько 3,5 тис. ґрунтових проб та ідентифіковано понад 300 тис. особин колембол.

Результати досліджень

За матеріалами проведених досліджень та критичного аналізу літературних даних для території України нами встановлено 567 видів колембол, які належать до 139 родів і 20 родин (табл. 1). Це складає 7,4% від світового багатства групи, яка представлена близько 7,7 тис. рецентних видів [15]. Досліджена нами регіональна фауна на сьогодні є однією із найкраще вивчених не тільки в Європі, але й у світі [19] (рис. 1). За кількістю відомих видів українська фауна ногохвісток є співрозмірною із найкраще вивченими регіональними фаунами Іспанії, Франції і Чеської Республіки.

Причинами високого таксономічного багатства колембол на території України є значне різноманіття природних умов та активне вивчення цієї групи педобіонтів впродовж останніх десятиліть. Враховуючи площу і природні особливості території України, а також сучасний стан вивченості колембол, можна вважати, що досліджений об'єм цієї регіональної фауни близький до реального, який за приблизними оцінками може скласти до 700 видів.

Представленість вищих таксонів. В регіональній фауні України виявлено значну представленість вищих таксонів колембол. Проведений нами аналіз показав, що 20 із 33 родин (60,1%), 20 із 25 підродів (80%) і 139 із 670 родів (20,1%) світової фауни дослідженого класу ґрунтових тварин трапляються на цій території (табл. 1 і 2). Рівень представленості окремих родин колембол у дослідженій фауні далеко

непропорційний їхньому загальному видовому багатству у світі. При об'єднанні родин у групи за рівнем видового багатства у світі (малі родини – до 100 видів, середні родини – від 100 до 400 видів, великі родини – від 400 до 1000 видів і дуже великі родини – понад 1000 видів) нами виявлені цікаві співвідношення. Повністю у фауні України представлені середні (всього 10), великі (3) і дуже великі родини (3). Однак рівень видового багатства домінуючих за різноманіттям родин у дослідженому регіоні не є пропорційний до їх світового багатства (табл. 2). Серед малих родин у фауні України представлені 4 із 17, зокрема Poduridae, Oncopoduridae, Neelidae і Mackenziellidae.

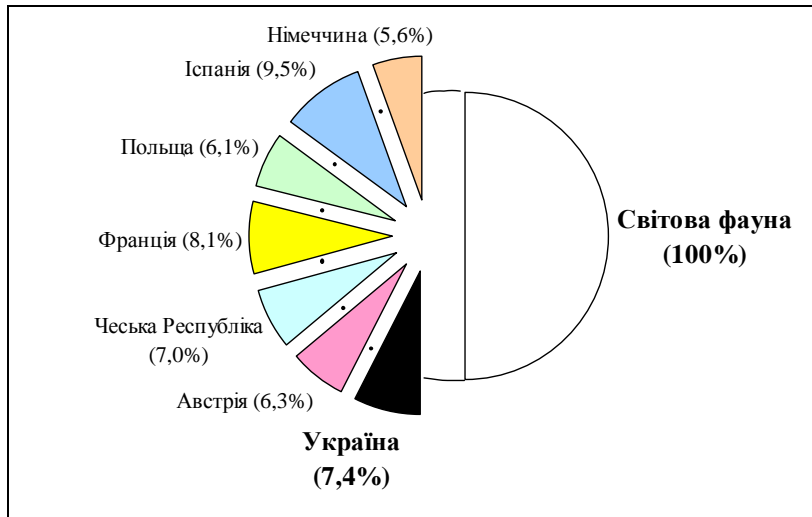


Рис. 1. Частка найбільше вивчених регіональних фаун Європи у світовій фауні Collembola (у % від загальної кількості видів).

На підставі отриманих результатів можна стверджувати, що помірний пояс Східної Європи заселили представники усіх середніх і великих світових родин ногохвісток, за виключенням 13 малих і часто спеціалізованих родин, що обмежені окремими районами південної півкулі Землі. Подібна картина відмічена і для фауни колембол арктичних широт, де, окрім згаданих малих родин, додатково відсутні представники великої родини Paronellidae і малої - Oncopoduridae [14], які преферують південні райони Голарктики, але представлені в помірних широтах кількома родами і видами (табл. 2).

Найбільшим різноманіттям у фауні колембол України вирізняється родина Isotomidae, частка якої становить близько 22% видів і 24% родів (табл. 1). Домінування ізотомід у регіональних фаунах Голарктики давно встановлений факт. Рекордних значень відносного таксономічного багатства Isotomidae досягають в Арктиці – до 33% загального різноманіття видів і 30% родів [1]. Далі за рівнем різноманіття знаходяться чотири родини (> 10% видів кожна) – Entomobryidae, Onychiuridae, Hypogastruridae і Neanuridae, частка яких сумарно складає 50,3% видів та 40,2% родів регіональної фауни. Рубіж у 5% видового багатства долає ще одна

родина Tullbergiidae, яка досягає найвищого різноманіття в аридних районах Голарктики.

Таблиця 1

**Систематична структура фауни Collembola території України
(станом на 31 січня 2009 р.)**

Ряд	Родина	Кількість підродин	Кількість родів	Кількість видів	% (G / S)
Poduromorpha	Poduridae (Po)	-	1	1	0,7 / 0,2
	Hypogastruridae (Hy)	-	12	63	8,6 / 11,2
	Odontellidae (Od)	-	6	17	4,3 / 3,0
	Brachystomellidae (Br)	-	1	2	0,7 / 0,4
	Neanuridae (Ne)	4	15	62	10,8 / 10,9
	Onychiuridae (On)	2	18	74	12,9 / 13,1
	Tullbergiidae (Tu)	-	9	31	6,5 / 5,5
Entomobryomorpha	Isotomidae (Is)	4	33	127	23,7 / 22,4
	Oncopoduridae (On)	-	1	2	0,7 / 0,4
	Tomoceridae (To)	-	3	7	2,2 / 1,2
	Entomobryidae (En)	5	11	85	7,9 / 15,0
	Paronellidae (Pa)	1	2	6	1,4 / 1,1
Neelipleona	Neelidae (Nl)	-	3	4	2,2 / 0,7
Symphypleona	Mackenziellidae (Ma)		1	1	0,7 / 0,2
	Sminthurididae (Sd)		3	12	2,2 / 2,1
	Katiannidae (Ka)		2	13	1,4 / 2,3
	Arrhopalitidae (Ar)		2	22	1,4 / 3,9
	Sminthuridae (Sm)	2	7	13	5,0 / 2,3
	Bourletiellidae (Bo)		6	15	4,3 / 2,6
Dicyrtomidae (Di)	2	3	10	2,2 / 1,8	
Всього	20	20	139	567	100

Примітки: рамкою виділені плезіоморфні родини, решта апоморфні родини; % - частка багатства родів (G) і видів (S) у регіональній фауні.

Невідповідність кількісних пропорцій родин у дослідженій колемболофауні до їх загального різноманіття у світовій фауні пов'язана із зміною показників біологічного прогресу певних таксонів в широтно-зональному градієнті екологічних умов [8, 12]. Це відображається у різкому зниженні різноманіття або навіть повного виклинювання одних і зростання багатства і таксономічної складності інших родин. Процес формування фауни колембол помірних широт, як і арктичних, базується на різному еколого-адаптивному потенціалі не тільки окремих видів, але й таксонів вищого рангу.

Таблиця 2

Об'єм і рівень представленості великих і дуже великих за видовим різноманіттям родин колембол у фауні України (А) і світу (Б)

Родина	А		Б	
	Всього видів	%	Всього видів	%
Neanuridae Börner, 1901	62	0,81	1398	18,24
Isotomidae Schäffer, 1896	125	1,63	1303	17,00
Entomobryidae Schäffer, 1896	85	1,11	1342	17,51
Hypogastruridae Börner, 1906	63	0,82	663	8,65
Onychiuridae Börner, 1909	74	0,96	556	7,25
Paronellidae Börner, 1913	6	0,08	503	6,56

Примітка: % - частка видового багатства родини у світовому різноманітті таксону.

Важливою теоретичною проблемою історичної екології і біогеографії є значення біологічної специфіки таксонів у процесах освоєння різних типів середовища, яка обумовлена їх філогенетичним розташуванням і ступенем еволюційної просунутості. Колемболи можуть бути прикладом модельного таксону для виявлення факторів і закономірностей розвитку регіональних фаун, а також формування тваринного населення основних біомів Землі [8]. Незважаючи на те, що ногохвістки загалом є древньою і відносно примітивною групою членистоногих тварин, серед них можна виділити кілька філогенетичних груп, які відрізняються за набором плезіоморфних ознак і виникли в різний історичний період. Для встановлення еволюційної примітивності або просунутості *Collembola* нами було обрано десять морфологічних критеріїв і проаналізовано за ними усі роди із 20 родин.

Кожний критерій передбачав два або три стани ознаки, які були оцінені у балах від 1 до 3. В окремих випадках оцінку критерію проводили з точністю до десятих частин бала. Такими критеріями, зокрема, були розташування голови (1 - прогнатичне, 2 - гіпогнатичне), тип ротового апарату (1 - гризучий, 2 - інші), метамеризація тіла (1 - гомономна, 2 - гетерономна, 3 - злиття сегментів), наявність першого сегмента грудей (1 - присутній, 2 - редукований), розвиток фурки (1 - коротка; 2 - довга; 2 - редукована), тяжі вентральної трубки (1 - недорозвинуті, 2 - добре розвинуті), ступінь розвитку хетому тіла (1 - гомохетоз, 2 - гетерохетоз, 3 - неохетоз, 3 - паурохетоз), локалізація мускульного стрибального механізму (1 - у III сегменті черевця, 2 - у IV сегменті черевця), ступінь редукції очей (1 - повний набір фасеток, 2 - редукований набір фасеток) і, нарешті, ступінь редукції ПАО (1 - не редукований, 2 - редукований або постантенальна щетинка). Найбільшу сумарну кількість балів набрали апоморфні таксони, а найменшу - плезіоморфні. На основі проведеного аналізу усі родини були поділені на дві групи, які розділяв значний морфологічний хіатус у 2,2 бали. До першої групи увійшли 8 плезіоморфних родин із середньою сумою 11,7 - 15 балів на рід, до другої - 12 апоморфних родин із середньою сумою 17,2 - 21 балів. Тому розмежування родин на дві групи було проведено на рівні у 16 балів. У таблиці 1 позначені плезіоморфні й апоморфні родини колембол, що встановлені таким способом.

Гетерохронність фаун. Для оцінки часток плезіоморфних і апоморфних таксонів у складі регіональних чи локальних фаун нами запропоновано показник гетерохронності фауни GF. Його розрахунки для регіональних фаун колембол Голарктичної та Індо-Малайської зоогеографічних областей Землі представлені у таблиці 3.

Таблиця 3

Показник гетерохронності (GF) деяких регіональних фаун Collembola Євразії

Територія досліджень	Автор дослідження	GF
Європейська Арктика	Babenko, Fjellberg, 2006	4,95
Азіатська Арктика	Babenko, Fjellberg, 2006	4,32
Північна тайга (європейський сектор)	(Pomorski et Skarzynski, 1995; Babenko, 2008)	3,13
Фенноскандія і Данія	Fjellberg, 2007	2,70
Велика Британія і Ірландія	Hopkin, 2005	2,20
Польща загалом	Skarżyński et al., 2002	2,19
Україна загалом	Капрусь та ін. 2006	1,97
Німеччина	Schulz et al., 1996	1,92
*Латвія	Juceviča, 2003	1,68
Південна Польща (гори Пеніни)	Weiner, 1981	1,81
Чехія і Словаччина разом	Rusek, 1977	1,85
Молдова	Buşmachi, 1996; Buşmachi et al., 2000	1,75
Іспанія і Португалія разом	Jordana et al., 1990	1,75
Угорщина	Dányi, Traser, 2007	1,56
Південна Португалія	Gama et al., 1998	1,55
Південно-західний Сибір	Стебаева, 1991	1,6
Центральноевразійська степова область	Старостенко, 2004	1,48
Японія	Furuno et al., 2000	1,45
О-ви Центральний Крит і Родос	Ellis, 1974, 1976	1,34
Ізраїль	Broza et al., 2004; Власні оригінальні дані	1,31
*Азорські острови	Gama, 1992	1,23
Таїланд (гори Дої Інтанон)	Deharveng, Bedos, 1993	1,11
Індонезія	Yayuk, 1989	0,49

Примітки: стрілки відображають тенденцію до зростання гетерохронності фауни,
* - регіони, які вимагають детальнішого вивчення фауни колембол.

Значення показника гетерохронності, що дорівнює одиниці, свідчить про однакову представленість як архаїчних, так і просунутих таксонів у складі досліджених фаун. Чим вищі його значення від одиниці, тим більша частка

плезіоморфних видів у досліджених колемболофаунах, чим нижчі від одиниці – тим більша частка апоморфних. Проведений аналіз показав, що в широтно-зональному градієнті екологічних умов від субтропіків до Арктики у складі регіональних фаун ногохвісток спостерігається зростання частки архаїчних таксонів і пропорційне зменшення частки еволюційно просунутих. Натомість від субтропічних широт до екватора – зростає частка апоморфних таксонів і пропорційно знижується частка плезіоморфних. Очевидно, що на межі субтропічного і тропічного поясів Землі гетерохронність фауни колембол є мінімальною (приблизно дорівнює 1) і зростає як у напрямку Арктики, так і екватора. Переважання за видовим різноманіттям еволюційно примітивних таксонів колембол над прогресивними у співвідношенні $\approx 2:1$ – диференціальна риса не тільки дослідженої фауни, але й інших регіональних фаун помірного поясу Палеарктики (табл. 3).

В арктичних широтах у складі регіональних фаун частка архаїчних таксонів ногохвісток зростає в 1,3 рази порівняно із помірними, а просунутих знижується в 2 рази. В тропічних широтах навпаки – знижується в 2 рази частка архаїчних таксонів, порівняно із помірними, і зростає в 2 рази частка просунутих. Важливо підкреслити, що п'ять із шести домінуючих за різноманіттям родин ногохвісток (близько 66,3% видового розмаїття фауни) у дослідженому регіоні, за виключенням ентомобріід, належать до еволюційно примітивних таксонів, які зберегли багато плезіоморфних рис організації. Відносно низьке видове різноманіття мають решта 14 родин (0,2-3,9% фауни), серед яких чотири представлені лише 1-2 видами. Крім того, в дослідженій регіональній фауні, порівняно із арктичними фаунами, відмічено вищі показники відносного таксономічного багатства еволюційно просунутих груп колембол, зокрема родини Entomobryidae і ряду Symphyleona, які разом із іншими "прогресивними" групами складають 33,7% видового різноманіття. Близькі пропорції таксономічного багатства родин ногохвісток виявлені у регіональних фаунах Польщі [18], Чеської Республіки [17, 19], Угорщини [16] та інших європейських країн.

Класифікація регіональних фаун Євразії. Співвідношення вищих таксонів рівня родини є досить репрезентативним для характеристики регіональних фаун. Нами детально вивчені таксономічні спектри шести найбагатших за видовим різноманіттям родин ногохвісток у 38 регіональних фаунах Євразії, які охоплюють сумарно від 70 до 90% видового багатства цього класу членистоногих тварин (табл. 4). Встановлено, що регіональні фауністичні комплекси колембол піддаються самостійній типології.

На основі проведеного аналізу виділено чотири типи, шість підтипів і шість класів фаун (рис. 2). Типи фаун виділені за першою або першою і другою родинами (якщо їх частки у фауні подібні), підтипи – за другою і третьою і навіть третьою – п'ятою родинами (у випадку ізотомоїдно-ентомобріюїдного типу), і класи – за четвертою - шостою родинами у цьому таксономічному спектрі. Можливе виділення і типологічних категорій нижчого порядку, однак для цього потрібно провести детальніші і масштабніші дослідження регіональних фаун колембол. Запропонована класифікаційна схема відображає лише загальні особливості регіональних фауністичних комплексів і в процесі вивчення цієї групи тварин буде уточнятися і вдосконалюватися. Окремі регіональні фауни колембол важко вписуються в існуючу схему типологічних категорій, що пов'язано із низьким рівнем вивчення таксономічного різноманіття ногохвісток. Тому на цьому етапі вивчення класу колембол доцільно використовувати лише типи і підтипи фаун Євразії, які

відображають макрогеографічні особливості формування та "упакування" біотаксономічних систем, а також їхні загальні генетичні зв'язки між собою. Запропонована класифікація фаун колембол за своєю суттю є типологічною монотетичною, оскільки базується на кількісній оцінці подібності-відмінності структурних типів фаун [2].

Таблиця 4

Таксономічні спектри шести найбагатших за видовим різноманіттям родин колембол у регіональних фаунах Євразії

Регіон	Автор	Спектр родин
1	2	3
Європейський сектор Арктики	Babenko, Fjellberg, 2006	Is(35)-Hy(16)-On(12)-Ne(11)-Tu(8)-En(8)
Азійський сектор Арктики	Babenko, Fjellberg, 2006	Is(35)-Hy(16)-On(15)-Ne(13)-En(5)-Sd(4)
*Європейська тайга	Кузнецова, 2005	Is(24)-Hy(13)-En(13)-On(8)-Ne(8)-Tu(7)
*Сибірська тайга (Туруханський край)	Бабенко, 2007	Is(30)-On(14)-Ne(14)-En(8)-Hy(6)-Sd(5)
Таймир (західний Путоран)	Бабенко, 2002	Is(34)-Ne(13)-Hy(13)-On(11)-Sd(6)-En(8)
Фенноскандія і Данія	Fjellberg, 2007	Is(32)-Hy(12)-On(10)-En(9)-Ne(9)-Tu(7)
*Латвія	Juceviča, 2003	Is(27)-En(15)-Hy(13)-Ne(9)-Tu(7)-On(4)
Великобританія і Ірландія	Norpin, 2005	Is(28)-En(15)-Hy(14)-On(12)-Ne(8)-Tu(6)
Україна загалом	Капрусь і ін., 2006	Is(22)-En(15)-On(13)-Hy(11)-Ne(11)-Tu(6)
<i>*зона мішаних лісів</i>	Капрусь і ін., 2006	En(24)-Is(20)-Hy(13)-Ne(8)-On(7)-Tu(5)
<i>зона широколистяних лісів</i>	Капрусь і ін., 2006	Is(18)-En(17)-Hy(12)-Ne(11)-On(10)-Tu(6)
<i>лісостепова зона</i>	Капрусь і ін., 2006	En(20)-Is(18)-Hy(11)-Ne(9)-On(9)-Tu(5)
<i>степова зона</i>	Капрусь і ін., 2006	Is(23)-En(19)-Hy(11)-On(9)-Tu(9)-Ne(7)
<i>Українські Карпати</i>	Капрусь і ін., 2006	Is(23)-En(15)-Ne(13)-Hy(13)-On(11)-Ar(4)
<i>*Кримські гори</i>	Капрусь і ін., 2006	Is(20)-En(16)-Hy(11)-Ne(11)-On(9)-Tu(7)
Німеччина загалом	Schulz et al., 1996	Is(24)-Hy(13)-En(13)-On(11)-Tu(8)-Ne(7)
Південно-східна Німеччина	Власні оригінальні дані	Is(18)-En(15)-Ne(13)-Hy(12)-On(11)-Tu(8)
Польща загалом	Skarzyński et al., 2002	Is(22)-En(14)-On(13)-Hy(13)-Ne(11)-Tu(7)
Південна Польща (гори Пеніни)	Weiner, 1981	Is(20)-Hy(14)-Ne(12)-En(8)-On(8)-Tu(6)
Чехія і Словаччина разом	Rusek, 1977	Is(22)-En(15)-Hy(12)-Ne(12)-On(11)-Tu(6)
Чехія (Низькі Татри)	Rusek, 1969	Is(22)-En(16)-Ne(13)-Hy(12)-On(8)-Tu(7)
Молдова	Buşmachi, 1996; Buşmachi et al., 2000	En(25)-Is(18)-On(12)-Hy(9)-Ne(8)-Tu(4)
Угорщина	Dányi, Traser, 2007	En(19)-Is(18)-On(13)-Ne(11)-Hy(11)-Tu(6)
*Болгарія	Thibaud, 1995; Pomorski et al., 1999	En(23)-Is(19)-Hy(12)-Ne(12)-On(9)-Tu(8)
Хорватія	Bogojevič, 1968	En(29)-Is(14)-Ne(12)-Hy(12)-On(6)-Tu(6)
Італія	Stoch (ed.), 2003	Is(18)-En(17)-On(15)-Ne(14)-Hy(13)-Tu(4)
*Кавказ (Теберда)	Добролюбова, 1984а,б, 1988	Is(26)-En(21)-On(14)-Ne(12)-Hy(10)-Tu(10)
Центральноевразійська степова область	Старостенко, 2004	Is(25)-En(18)-Hy(11)-On(9)-Ne(7)-Bo(6)
Південно-західний Сибір	Стебаєва, 1991	Is(27)-En(13)-Hy(10)-On(8)-Bo(7)-Ne(6)
Іберійський півострів	Selga, 1971	Is(25)-En(19)-Hy(13)-Ne(11)-On(7)-Tu(5)
Центральний Крит і Родос	Ellis, 1974, 1976	Is(21)-En(20)-Ne(13)-Hy(11)-Tu(6)-On(5)
Іспанія і Португалія	Jordana et al., 1990	Is(21)-En(19)-Ne(16)-Hy(12)-On(8)-Tu(4)
Південна Португалія	Gama et al., 1998	Is(22)-En(16)-Tu(13)-Ne(11)-Hy(9)-On(5)
*Азорські острови	Gama, 1992	Is(26)-En(16)-Hy(11)-On(8)-Sd(6)-Ne(5)

1	2	3
*Ізраїль	Broza et al., 2004; Власні оригінальні дані	Is(16)-En(16)-Ne(12)-Hy(11)-On(7)-Tu(5)
Японія	Furuno et al., 2000	Ne(20)-Is(18)-En(13)-Hy(11)-To(8)-On(7)
Таїланд (гори Дої Інтанон)	Deharveng, Bedos, 1993	Ne(21)-En(18)-Is(17)-Sm(9)-Od(6)-Di(5)
Індонезія	Yayuk, 1989	Pa(28)-En(23)-Ne(19)-Cy(7)-Hy(6)-Is(25)

Примітки: скорочення назв родин як у таблиці 1, у дужках третього стовпця таблиці наведено частку видового багатства родини у загальному видовому різноманітті колембол регіональної фауни, * - регіональні фауни, що недостатньо вивчені.

"Ізотомоїдний" тип фауни характерний переважно для арктичних і бореальних широт. Частка домінуючої родини Isotomidae складає від 24 до 35% регіонального видового різноманіття. Цей тип фауни можна поділити на два підтипи за родинами, які займають друге і третє місця у таксономічних спектрах, зокрема "онихіуроїдно-гіпогаструроїдний" (21-31% видового різноманіття фауни), який властивий Арктиці та європейському меридіональному сектору тайги, "неануроїдно-онихіуроїдний" (28%) – очевидно сибірській тайзі, однак він потребує детальнішого вивчення. "Онихіуроїдно-гіпогаструроїдний" підтип можна розділити відповідно на два класи за родинами, які посідають п'яте або шосте місце у спектрах: "тульбергіоїдний", що характерніший для регіональних фаун європейських секторів Арктики і тайги, і "смінтуроїдний" – азійського сектора Арктики.

Змішаний "ізотомоїдно-ентомобріоїдний" тип фауни характерний для помірного і більшості районів субтропічного поясів. У широтно-зональних рядах від Арктики до субтропіків частка домінуючої родини Entomobryidae різко зростає від 8% до 29% видового багатства регіональної фауни і вона переміщується із 4-6 місця у таксономічних спектрах на 1-2. Натомість інша домінуюча родина Isotomidae у цьому напрямку втрачає свої позиції щодо представленості у регіональних фаунах, але продовжує утримувати 1 або 2 місця. В межах цього змішаного типу на цьому етапі досліджень можна виділити лише два підтипи фауни, зокрема "гіпогаструроїдно-неануроїдний" і "гіпогаструроїдно-онихіуроїдний". "Гіпогаструроїдно-неануроїдний" підтип діагностується 3-4 місцями відповідних родин у таксономічних спектрах (20-28% видового різноманіття фауни) і переважно 5-6 місцями для Onychiuridae (всього 4-10%) і є характернішим для лісових зон помірного поясу і гірських регіонів. "Гіпогаструроїдно-онихіуроїдний" підтип можна виділити за 3 місцем онихіурід (12-14%) у таксономічних спектрах і 4 місцем гіпогаструрід (10-13%) і він характерніший для аридних регіонів помірного і субтропічного поясів. Родина неанурід у такому підтипі фауни, як правило, посідає 5-6 місця (5-11%). Обидва підтипи утворюють лише один "тульбергіоїдний" клас фауни, який ми визначаємо за 5-6 місцями родини Tullbergiidae у таксономічних спектрах.

До "ізотомоїдно-ентомобріоїдного" типу можна віднести більшість досліджених на сьогодні регіональних фаун Палеарктики. В Європі цей тип фаун характерний для помірного і субтропічного поясів. Фауна ногохвісток території України представлена лише "ізотомоїдно-ентомобріоїдним" типом, "гіпогаструроїдно-неануроїдним" і "гіпогаструроїдно-онихіуроїдним" підтипами, а також "тульбергіоїдним" класом (рис. 2, табл. 4).

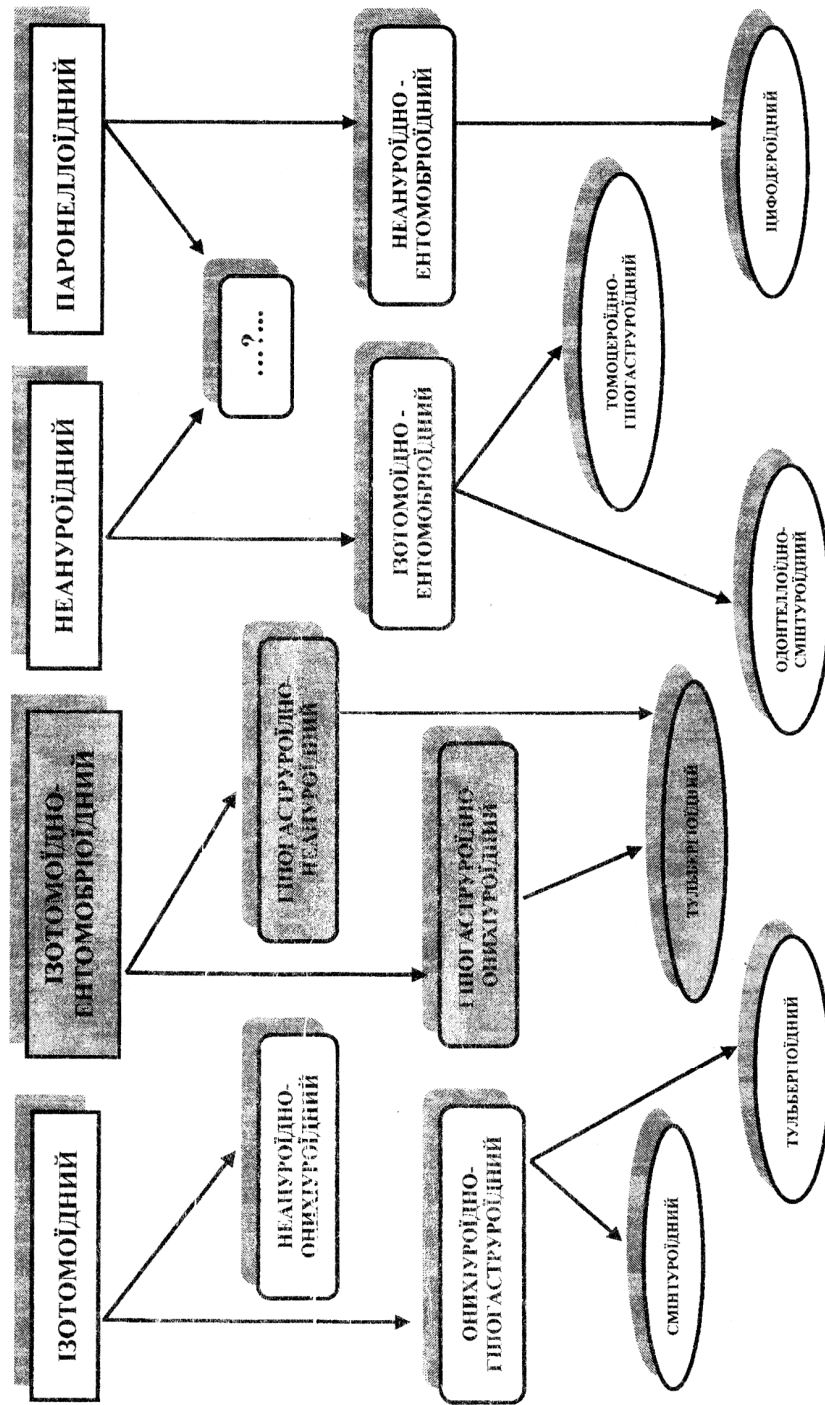


Рис. 2. Класифікація регіональних фаун Collembola Єврозії: типологічні категорії фауни: – типи, – підтипи, – класи, сірим кольором позначені категорії фауни, що трапляються на території України.

"Гіпогастроїдно-онихіуроїдний" підтип фауни загалом характерний для усієї території України і найчастіше трапляється в її аридних районах (окремі локальні фауни степової зони), тоді як "гіпогастроїдно-неануроїдний" - гумідним районам (лісова зона, Карпати і Кримські гори). Типологія фауни колембол Українського Полісся поки що є проблематичною у зв'язку із порівняно низьким рівнем вивченості. Однак вже тепер на основі аналізу локальної фауни ногохвісток Шацького національного парку її можна віднести до "гіпогастроїдно-неануроїдного" підтипу у рамках "ізотомідно-ентомобріїдного" типу. Отже варто підкреслити, що типізацію індивідуальних фаун на рівні підтипів і класів у деяких випадках легше провести на основі аналізу локальних фаун, а не регіональних, що можна пояснити кращим їх вивченням.

"Неануроїдний" тип фауни характерний переважно для субтропічних і тропічних районів південно-східної Азії, а "паронеллоїдний" – для тропічного поясу. Розроблення детальної типології цих двох категорій фауни колембол вимагає подальших серйозних досліджень. Однак вже тепер серед цих маловивчених південних типів фаун можна виділити два підтипи і три класи (рис. 2).

Висновки

Таким чином, для колембол не характерні кардинальні перебудови таксономічної структури фауни на рівні рядів, родин чи підродин при переході від субтропічного поясу до арктичних широт не тільки європейського континенту, але й Палеарктики загалом. Незважаючи на це, різні родини колембол демонструють прогнозовані пропорції таксонів нижчого рівня, а також відмінні адаптивні можливості в освоєнні певних природних зон та гірських регіонів помірного поясу. Більшість родин представлені на дослідженій території не пропорційно до їх загального різноманіття у світовій фауні.

Встановлено, що гетерохронність регіональних фаун колембол є мінімальною на межі тропічного і субтропічного поясів Євразії і має тенденцію до зростання як у напрямку арктичних, так і екваторіальних широт. На підставі аналізу фауни колембол у природних зонах Євразії нами підтверджено гіпотезу про "відтиснення примітивних форм на край адаптивної зони таксону" [3]. Одним із проявів цього процесу в широтно-зональних рядах є збільшення питомої частки відносно примітивних таксонів і пропорційне зменшення прогресивних у фауні колембол від низьких до високих широт. Диференціальною рисою регіональних фаун колембол помірного поясу Палеарктики є майже двохразове переважання за видовим різноманіттям еволюційно архаїчних груп над просунутими. Одним із пояснень цього феномену може бути відмінність адаптивних стратегій в архаїчних і прогресивних таксонів організмів. При наростанні екстремальності абіотичного середовища і зниження напруженості біотичних взаємодій більше значення мають стратегії толерантного, "пасивного" типу, які характерніші для відносно примітивних форм, тоді як в оптимальних умовах середовища із добре розвинутими біотичними зв'язками – стратегії "активного" типу, що характерніші для просунутих апоморфних таксонів, які займають найвищий рівень філогенетичної ієрархії певної групи організмів [8, 9].

На підставі вивчення таксономічних спектрів шести найбагатших за видовим різноманіттям родин ногохвісток уперше класифіковано регіональні фауни цих

мікроартропод у Євразії. В результаті проведеного аналізу виділено чотири типи, шість підтипів і шість класів фаун. За спектром родин і родів досліджену фауну колембол території України можна віднести до палеарктичного "ізотомоїдно-ентомобріюідного" типу, із двома підтипами ("гіпогастроїдно-неануроїдним" і "гіпогастроїдно-онихіуроїдним"), що включає характерні таксономічні елементи як арктичних, так і середземноморських регіональних фаун. Встановлено, що для типізації індивідуальних фаун доцільно використовувати не лише дані про таксономічну структуру крупних регіональних чи зональних фаун колембол, але й краще вивчених локальних (конкретних) фаун.

1. Бабенко А.Б. Коллемболы Арктики: структура фауны и особенности хорологии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М., 2005. – 48 с.
2. Дідух Я.П. Етюди фітоєкології. – К.: Арістей, 2008. – 268 с.
3. Еськов К.Ю. Дрейф континентов и проблемы исторической биогеографии // Фауногенез и филоценогенез (ред. Ю.И. Чернов). – М.: Наука, 1984. – С. 24-92.
4. Капрусь І.Я., Шрубович Ю.Ю., Тарашук М.В. Каталог колембол (Collembola) і протур (Protura) України. – Львів, 2006. – 164 с.
5. Методы почвенно-зоологических исследований / Под общ. ред. М.С. Гилярова. – М.: Наука, 1975. – 277с.
6. Чернов Ю.И. Понятие животное население и принципы геоэкологических исследований // Журн. общ. биол. – 1971. – Т. 32, № 4. – С. 425-438.
7. Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. – М.: Мысль, 1975. – 222 с.
8. Чернов Ю.И. Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами различных таксонов / Фауногенез и филоценогенез. – М.: Наука, 1984. – С. 154-174.
9. Чернов Ю.И. Филогенетический уровень и географическое распределение таксонов // Зоол. журн. – 1988. – Т. 67, № 10. – С. 1445-1457.
10. Чернов Ю.И. Биота Арктики: таксономическое разнообразие // Зоол. журн. – 2002. – Т. 81, № 2. – С. 1411-1431.
11. Чернов Ю.И. Экология и биогеография. Избранные работы. – М.: КМК, 2008. – 580 с.
12. Чернов Ю.И. Экологическая целостность надвидовых таксонов и биота Арктики // Зоол. журн. – 2008. – Т. 87, № 10. – С. 1155-1167.
13. Чернов Ю.И., Пенев Л.Д. Биологическое разнообразие и климат // Успехи соврем. биол. – 1993. – Т. 113, № 5. – С. 78-92.
14. Babenko A., Fjellberg A. Collembola septentrionale. A catalogue of springtails of the Arctic regions. - М.: КМК Scientific Press Ltd, 2006. – 190 p.
15. Bellinger P.F., Christiansen K.A., Janssens F. 1996-2008. Checklist of the Collembola of the World / <http://www.collembola.org>.
16. Dányi L., Traser G. An annotated checklist of the fauna of Hungary (Hexapoda: Collembola) // Opusc. Zool. Budapest. – 2008. – V. 38. – P. 3-82.
17. Rusek J. Collembola. Enumeratio Insectorum Bohemoslovakiae // Acta faun. Ent. Mus. Nation. – 1977. – V. 15, № 4.- P. 11-17.
18. Skarzynski D., Pomorski R.J., Smolis A., Weiner W.M., Szeptycki A., Slawska M., Sterzynska M. A checklist of the Polish springtails (Insecta: Collembola) // Polish journal of entomology. – 2002. – V. 71. – P. 23-42.
19. Werner U., Fiera C. Environmental correlates of species richness of European springtails (Hexapoda: Collembola) // Acta oecologica. – 2009. – V. 35. – P. 45-52.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
e-mail: i-kaprus@mail.ru