

УДК 595.71 + 591.5 + 591.9

Капрусь І.Я.

ЗНАЧЕННЯ ПРИРОДНО-ІСТОРИЧНИХ ФАКТОРІВ У ХОРОЛОГІЇ РІЗНОМАНІТТЯ КОЛЕМБОЛ

Встановлено, що природно-історичні чинники мають важливе значення у формуванні сучасних ареалів колембол. Однак, в хорології різних груп колембол роль екологічних та історичних чинників є різною з огляду на еволюційну історію таксону та його адаптивний потенціал. Значення регіонально-фауногенетичних процесів у формуванні сучасних ареалів колембол Євразії зростає в напрямку з півночі на південь. Основні центри ендемізму колембол помірного поясу зосереджені в гірських регіонах, а також на прилеглих до них височинних територіях, які могли слугувати основними рефугіумами колембол під час останнього зледеніння. Рівнинні фауни мають в основному міграційне походження. Сформульовано гіпотезу про переважання автохтонних процесів у формуванні регіональних фаун колембол на території України та їх мультирегіональну післяльодовикову колонізацію.

Ключові слова: локальна і регіональна фауна, видове багатство, ендеміки, ареали, рефугіуми, зледеніння, Україна.

Серед основних напрямів пізнання феномену біорізноманіття на сучасному етапі переважає вивчення просторових змін цього явища під впливом, з однієї сторони абіотичних умов і біотичних взаємодій, з іншого – природно-історичних подій. Незважаючи на те, що природно-історичні чинники мають значний вплив на хід розвитку органічного світу, на сьогодні до кінця не зрозуміло, якою мірою події минулих епох відображені в сучасній структурі ґрунтової біоти. Існують різні погляди щодо впливу екологічних та природно-історичних чинників на просторову диференціацію біорізноманіття.

Вивчення хорології біорізноманіття традиційно базується на двох підходах, зокрема зонально-типологічному, або екологічному, і регіонально-індивідуалістичному, або історичному [4, 24]. Екологічний підхід, як правило, передбачає широтно-зональний аспект аналізу біоти, а історичний – порівняльний аналіз у межах біогеографічних регіонів (фауно- чи флорогенетичних). Протиставлення обох підходів полягає в тому, що "чисті" екологи занижують значення локальних географічних чинників, а "чисті" історики – глобальних екологічних. Недооцінка будь-якого з цих аспектів або їх змішування породжує проблеми в інтерпретації отриманих результатів стосовно просторової диференціації біорізноманіття [4]. Стосовно вивчення історії тваринного світу такий підхід часто називають фауногенетичним [24, 25]. Використовуючи фауногенетичний підхід, беруть до уваги лише географічні межі поширення біотаксонів без урахування їх кількісних показників. Це класичний ареалогічний підхід, що базується на оцінці філетичного (таксономічного) різноманіття, аналізу історичних регіональних зв'язків фаун і шляхів розселення організмів із місць, де вони виникли. Він не враховує особливостей кількісного розподілу особин певних видів усередині ареалу.

Фауногенетичний підхід переважає у більшості схем зоогеографічного районування Землі. Причому, фауногенетична репрезентативність біотаксонів прямо

пропорційна їхньому рангу і обернено пропорційна розміру ареалу [16, 24]. Використовуючи фауногенетичний підхід у дослідженнях хорології різноманіття, важливо з'ясувати історичні зв'язки регіональних фаун, а також закономірності їхніх змін протягом певних періодів часу, що співрозмірні з темпами еволюції. Важливими аспектами цієї проблеми є дослідження імовірних наслідків зледенень та ендемізму фаун. Ще одним аспектом цієї проблеми може бути, наприклад, вивчення змін гетерохронності окремих груп організмів за широтним вектором [13, 25].

Важлива, та водночас маловивчена, проблема хорології різноманіття колембол – особливості видових ареалів, пов'язаних із природно-історичними подіями на Землі. Відтак мета роботи полягає в оцінці значення природно-історичних факторів у географічному поширенні різних таксонів ґрунтових колембол території Євразії на основі аналізу власних і літературних даних та узагальненні наявної інформації щодо цієї наукової проблеми.

Методологічні аспекти роботи та досліджений матеріал

Проведена робота ґрунтується на матеріалі *Collembola*, який зібраний автором особисто протягом 1986-2010 рр. у чотирьох природних зонах і двох гірських країнах території України. Загалом досліджено близько 2600 ґрунтових проб, із яких виділено й ідентифіковано понад 300 тис. особин колембол, а також додатково вивчено близько 50 тис. особин за матеріалами якісних колекцій. Детальнішу інформацію про місця збору матеріалу та його обсяг наведено в попередніх працях автора [10-12]. Крім того, для аналізу використовували літературні дані стосовно вивчення регіональних і локальних фаун колембол території Євразії.

Для оцінки ролі природно-історичних чинників у хорології різноманіття колембол використовували методологічні підходи Ю.І. Чернова, які викладені в його монографії "Екологія и биогеография" [25].

На локальних фаунах колембол було проведено комп'ютерне тестування впливу останнього Валдайського зледеніння на просторові зміни показника видового багатства. Таке тестування проведено за допомогою ординаційного методу аналізу в програмі *Сапосо* [27], використовуючи підхід Л. Пенева [38]. Вплив цього зледеніння оцінювали через приблизну відстань досліджених локальних фаун колембол до краю льодовика у таких чотирьох зонах: 1 – недалеко від краю льодовика (перигляціальна зона: локальна фауна 32), 2 – віддалено від краю льодовика (1-ша інтермедіальна зона: 3, 5, 6, 10, 15, 16, 27, 29, 46), 3 – далеко від краю льодовика (2-га інтермедіальна зона: 55, 66, 69), 4 – дуже далеко від краю льодовика (дистальна зона: 76). Дані про поширення льодовика під час Валдайського зледеніння використані за монографією "Развитие ландшафтов ..." [20]. Наявність ймовірних рефугіумів біоти на території України визначали за літературними даними [18].

В процесі комп'ютерного моделювання використано дані про видове багатство таких локальних фаун колембол: L3 – НПП "Сколівські Бескиди", Львівська обл., L5 – Карпатський НПП, Івано-Франківська обл., L6 – Карпатський біосферний заповідник, Закарпатська обл., L10 – 5 км південніше м. Мукачеве, Закарпатська обл., L15 – околиці сіл Підліся, Устя і Колодруби., Миколаївський р-н, Львівська обл., L16 – ПЗ "Розточчя", Львівська обл., L27 – ПЗ "Медобори", Тернопільська обл., L29 – НПП "Подільські Товтри", Хмельницька обл., L32 – Шацький НПП, Волинська обл., L46 – Канівський ПЗ, Черкаська обл., L55 – Чорноморський біосферний заповідник, Херсонська обл., L66 – ПЗ "Хомутовський степ", Донецька обл., L69 – Луганський ПЗ, Луганська обл., L76 – Ялтинський гірсько-лісовий заповідник, АР Крим.

Результати та обговорення

Регіонально-фауногенетичні особливості хорології колембол. Значення колонізації та ендемізму у формуванні видового різноманіття окремих груп ґрунтових тварин детально описано в літературі [1, 2, 5, 7, 8, 14, 19, 39 та ін.]. Однак, таких даних про колемболи поки що недостатньо. Зокрема, висловлено припущення, про зв'язок фауни цих мікроартропод з часовою динамікою клімату і рослинності в Європі та Азії наприкінці палеогену-початку неогену [7, 43, 44], про міграційне походження фауни на території Європи, що зазнала зледеніння [22], виділені ендемічні та реліктові форми різних полеоепох [43, 44], доведено високий фауногенетичний статус Берингії, а також висловлено думку про вагомий роль екологічних факторів, у порівнянні з історичними, у формуванні фауни Арктики [1].

Сучасна зональна структура ландшафтно-плівки – одна з важливих причин поширення тварин. Однак, у літературі можна знайти приклади як тісної залежності ареалів колембол від широтно-зональних меж, так і відсутності такої залежності. Наприклад, деякі вузькоендемічні, реліктові та космополітні ареали важко прив'язати до сучасної зонально-кліматичної ситуації. Саме ці таксони відіграють основну роль в фауногенетичних побудовах [24].

Межі ареалів, які обумовлені переважно минулими геологічними подіями, а не сучасною екологічною ситуацією, прийнято називати історичними або реліктовими. Зоогеографи використовують дані щодо подібності регіональних фаун і рівня їхнього ендемізму для реконструкції історії біоти. Особливості геологічної історії визначають загальне таксономічне багатство регіональних фаун і співвідношення автохтонних і алохтонних елементів у їх складі. Одна з найважливіших характеристик – оцінка рівня ендемізму і його ролі у формуванні фаун певного району. Рівень ендемізму і таксономічний ранг ендеміків слугують критеріями унікальності та давності біоти.

На сьогодні оцінку рівня ендемізму фаун колембол можна провести лише в окремих, добре вивчених регіонах. Територія України вирізняється високим рівнем вивченості регіональних фаун колембол. Встановлено, що основні осередки ендемізму колембол зосереджені в гірських регіонах, а також на прилеглих до них височинах. Саме в таких місцях, на нашу думку, колемболи могли пережити катастрофічні наслідки зледеніння. В результаті порівняльного аналізу фаун і ареалів окремих таксонів колембол, ендемічними і субендемічними для Українських Карпат можна вважати 26 видів (8,8% фауни), для Кримських гір – 21 (10,1%). На території Українських Карпат відмічено 79 монтанних видів (26,8% фауни), а в Кримських горах – 34 (16,3%) [8]. У складі досліджених фаун ендемізм проявився, переважно, на видовому рівні. Лише в Кримських горах відмічено один печерний рід колембол *Taurogastrura Vargovitch*, 2007, який може претендувати на статус ендемічного для цієї гірської системи.

В останні роки на території Західного Поділля і Карпат було описано низку нових для науки таксонів колембол, частина з яких досі не виявлені в інших місцях і, можливо, є подільськими або карпато-подільськими ендеміками. Зокрема, до таких форм, разом із описаними давніше, можна віднести *Xenylla andrzeji* Busmachiu & Weiner, 2008, *Superodontella multisensillata* Kaprus' & Weiner, 2007, *Superodontella andrzeji* Kaprus', 2009, *Superodontella rotunda* Kaprus', 2009, *Superodontella tyverica* Kaprus', 2009, *Odontellina* sp., *Pseudachorutes vasylii* Kaprus' & Weiner, 2009, *Anurida livska* Babenko, 1998, *Neanura moldavica* Busmachiu & Deharveng, 2008, *Dimorphaphorura eremia* (Kaprus', Weiner & Pomorski, 2002), *Orchesella albofasciata* Stach, 1960, *Orchesella orientalis* Stach, 1960, а також *Orchesella maculosa* Ionesco, 1915.

В результаті проведеного аналізу встановлено, що низка таксонів колембол надає очевидну перевагу горам, а не рівнинам, які були важливими рефугіумами для ґрунтової біоти під час Валдайського зледеніння. Зокрема, гірські регіони середньої і південної Європи виділяються підвищеними показниками адаптивної радіації таких родів як *Tetracanthella* Schött, 1891, *Ceratophysella* Börner, 1932, *Hypogastrura* Bourlet, 1839, *Deutonura* Cassagnau, 1979, *Friesea* Dalla Törre, 1985, *Superodontella* Stach, 1949, *Onychiuroides* Bagnall, 1948, *Arrhopalites* Börner, 1906, *Pygmarrhopalites* Vargovitsh, 2009, *Hymenaphorura* Bagnall, 1949. Натомість, для Арктики специфічних монтанних форм, очевидно, є дуже мало і більшість таксонів, що виявлені у горах мають різні типи зональних арктичних ареалів. Лише рід *Corynothrix* Tullberg, 1986 з найбільшою упевненістю можна вважати аркто-гірським [11].

В останній час виявлені роди колембол, що мають диз'юнктивні аркто-монтанні або бореально-монтанні ареали поширення. Це також є наслідком впливу льодовика на сучасне поширення деяких таксонів у Євразії. Наприклад, рід *Secotomodes* Potapov, 1988 трапляється у західно-сибірському секторі Арктики і в гірських регіонах Кавказу та Алтаю, а рід *Narynia* Martynova, 1967 – в полярних і приполярних регіонах північно-східної частини Сибіру, а також у горах Паміру і Тянь-Шаню [11].

Автохтонність розвитку фауни колембол, принаймні на території Карпат, можна підтвердити також наявністю у її складі таких неогенових реліктових видів як *Morulina verrocosa* (Börner, 1903), *Tetrodontophora bielensis* (Waga, 1842), *Heteraphorura carpatica* (Stach, 1934), *Heteraphorura variotuberculata* (Stach, 1934), *Oncopodura crassicornis* Schoebotham, 1911 і *Plutomurus carpaticus* Rusek & Weiner, 1978 [43, 44]. Окремі види з цього ареалогічного комплексу трапляються також на прилеглих територіях Західного Поділля, Розточчя і Волинської височини у складі неморально-лісових угруповань. Найімовірніше, що ендемізм кримської фауни колембол є відносно молодим. Виникнення кримських ендеміків пов'язуємо з пізньонеогеновим періодом (пліоценова епоха), коли ця територія вперше перетворилася на півострів.

Історія становлення фауни колембол Волино-Поділля й Українських Карпат детально викладена нами раніше [7]. Виділені як автохтонні (реліктові та ендемічні), так і алохтонні (голоценові) елементи досліджених фаун.

Для виявлення ключових у біотогенетичному плані регіонів (з автохтонним формоутворенням) інформативним може бути застосування показника співвідношення числа видів (S) до числа родів (G) [23]. При автохтонному збагаченні складу дослідженої фауни, тобто за рахунок місцевого формоутворення, відбувається зростання числа видів у межах існуючих родів і тому в цьому випадку показник S/G буде високим. Алохтонне поповнення таксономічного складу (в результаті імміграції) може бути пов'язане як із збільшенням числа видів в існуючій фауні родів, так і з поповненням її родового складу поодинокими видами чужих для дослідженої фауни родів. У цьому випадку співвідношення вид / рід може бути як високим, так і низьким за величиною. Однак, у другому випадку буде вищим число родів представлених одним видом. Проведений нами аналіз показника S/G для локальних фаун колембол території України показав, що до регіонів з помітним автохтонним формоутворенням колембол можна віднести лише Українські Карпати, Західне Поділля і Канівські гори [12]. Міграційний характер мають переважно рівнинні фауни колембол. Переважання алохтонних тенденцій у фауногенезі колембол характерно для локальних фаун Волинського Полісся і Причорноморської низовини. На паневропейському широтному трансекті значення показника S/G для локальних фаун колембол різко падає лише на межі арктичних тундр і полярних пустель [10]. У фаунах лісостепових провінцій Євразії з заходу на схід

спостерігається, з одного боку, збільшення частки родів, представлених одним видом (окрім західносибірської фауни), з іншого – зменшення видової насиченості більшості родин і родів, представлених більше ніж одним видом [22].

У ґрунтових тварин описано багато випадків географічної мінливості видових ознак у залежності від факторів природної зональності. Найбільш відомі приклади зміни розмірів, а також форми і кольору тіла у градієнті зонально-кліматичних умов. У колембол часто відмічають збільшення розмірів тіла під впливом низьких температур у арктичних широтах [31]. При переході від зони широколистяних лісів до зони тайги спостерігається зменшення розмірної структури більшості видів [17]. При цьому частка дрібних особин вища на сухих ділянках хвойного лісу порівняно з вологими [9, 32]. Посиленню пігментації членистоногих сприяє пониження температури та підвищення вологості, і тому найпігментованіші форми виявляються в холодних і вологих умовах [24].

В результаті вивчення колембол деякі автори встановили біогеографічні зв'язки різних регіонів. Ці роботи можна розділити на дві великі групи – континентальні й островні дослідження. Найбільша кількість таких регіональних робіт проведена в Євразійських і Північно-африканських регіонах з акцентом на гірські країни [28]. Основна проблема таких порівняльних робіт у тім, що у них не завжди коректно (часто довільно) використані біогеографічні одиниці для аналізу. Значна кількість робіт присвячена вивченню географічної диференціації видів із окремих родів. Класичний географічний критерій часто використовують для відокремлення морфологічно близьких видів у таксономії колембол. Однак, не всі роди демонструють "географічний тип диференціації" видів, що до них входять. Досліджуючи поширення представників окремих родів колембол з родини Isotomidae у Палеарктиці, М.Б. Попапов [40] прийшов до висновку, що види роду *Tetracanthella* Schött, 1891 добре диференційовані географічно, представники роду *Anurophorus* Nicolet, 1842 слабо диференційовані, а рід *Proisotoma* Börner, 1901 взагалі не диференційований.

Дуже часто ареали певних таксонів тварин мають виражений регіональний характер, без чіткої тенденції до зонального розподілу [24]. Насамперед цю особливість відображає алопатричне формоутворення. У цьому контексті показовими є колемболи групи видів "*Onychiurus obsiones*", ареали яких вивчені нами в Палеарктиці [33]. Загальний ареал групи обмежений степовою зоною Євразії, тобто має широтно-зональний вимір. Однак, кожен з шести видів займає певний меридіальний сектор зонального ареалу, демонструючи приклади алопатрії з деяким перекриванням (ареали вікарують). Подібні випадки алопатричного формоутворення відмічені нами і для колембол групи "*Protaphorura octopunctata*" Палеарктики [35, 39], деяких видів із родів *Dimorphaphorura* Bagnall, 1949 Голарктики [45] і *Pseudachorutes* Tullberg, 1871 України [36]. На прикладі згаданих таксонів добре видно три ключових фактори формування ареалів: сучасних зонально-кліматичних умов, регіональних історичних зв'язків і біології виду.

Однією з найхарактерніших особливостей регіональних фаун колембол арктичного та помірною поясів є мала представленість зональних елементів (для Арктики – арктичних, для Степу – степових та ін.). Зональні межі поширення організмів є досить відносними. Показовим прикладом відносності зонального приурочення видів є результати дослідження степових колембол України. Нами встановлено, що серед 295 видів, виявлених в цій зоні, лише 47 (близько 16% загального різноманіття) преферували лише дані екологічні умови і їх умовно можна віднести до степових форм [10]. Тісні зв'язки з карпатсько-подільським регіоном в Україні відмічені нами для видів колембол із родів *Superodontella* Stach, 1949 та

Orchesella Templeton, 1835 [5, 7, 34]. Якщо вони і трапляються за межами свого регіонального поширення, то переважно на суміжних територіях і екологічно пов'язані з широколистяними лісами. Незважаючи на це, більшість форм все-таки надають перевагу інтразональним едафотопам і тому мають широкі географічні діапазони поширення.

Відмінності фаун різних територій обумовлені не тільки наявністю регіональних комплексів видів або родів (наприклад, європейських або сибірських), але й особливостями зонального розподілу транспалеарктичних або трансголарктичних форм. Зокрема, у фауні колембол Волино-Поділля нами виявлено близько 42% широкопоширених видів (космополітів, голарктів, палеарктів, євросибірських, євро-північноамериканських) [7]. Регіональну специфіку цієї фауни забезпечують бореомонтанні (9,7%), гірські (5%), північно-, центрально- і південно-європейські види (21%). Аналогічно 53,4% широко поширених видів виявлено нами на теренах Бещадського парку народового в Польщі [42]. Вузькоареальні види колембол у складі цієї локальної фауни Східних Бескидів становлять 35%.

Широко поширені таксони, як правило, є політопними і трапляються одночасно в складі зональних, екстра- та інтразональних угруповань. Зв'язок з інтразональними елементами ландшафту дозволяє видам долати зонально-кліматичні перешкоди і значно розширити свої ареали. З іншого боку, висновки про політопність і великі географічні ареали поширення деяких форм колембол можуть бути результатом широкого політипового трактування виду, який впливає з недосконалої систематики певної групи організмів.

Для прикладу варто зазначити, що до недавнього часу еуедафічна колембола *Protaphorura octopunctata* (Tullberg, 1876) займала трансголарктичний ареал і її відмічали в різноманітних екологічних умовах. Проведена нами ревізія матеріалу цього виду з різних регіонів Палеарктики дозволила описати 7 нових для науки видів і чітко окреслити ареали усіх видів групи "*Protaphorura octopunctata*" [35, 39]. З'ясувалось, що лише один вид *Protaphorura sakatoi* (Yosii, 1966) зберігає тенденцію до широкого євразійського поширення і обмежений переважно зонами Степу і Лестепу. Решта 23 види мають порівняно невеликі регіональні ареали й тісні екологічні зв'язки з певними типами середовища.

Синантропізм сьогодні розглядають як помітний фактор розширення природних ареалів багатьох видів ґрунтових тварин. Зокрема, серед колембол справжніми синантропами в фауні України є *Paranurophorus simplex* Denis, 1929 – аборигенний вид південно-китайської фауни, який відомий у Європі лише з ботанічних садів і горщиків з кімнатними рослинами, *Xenylla welchi* Folsom, 1916, *Proisotoma tenella* Reuter, 1895, *Folsomia onychiurina* (Denis, 1931) і *Desoria trispinata* (Mac Gillivray, 1896) – рудеральні види тропічного походження, які є адвентивними для північних районів Палеарктики, а також *Acherontiella cassagnai* Thibaud, 1967 – ймовірно південно-європейський вид, який населяє міські підвали й печери в Центральній Європі [15].

У 12 урбанобіотопах Ужгорода і Виноградова нами було виявлено 12 адвентивних видів колембол, що складає 12,5% міської фауни Закарпаття (*Paranurophorus simplex* Denis, 1929, *Acherontiella cassagnai* Thibaud, 1967, *Xenylla welchi* Folsom, 1916, *Thalassaphorura encarpata* (Denis, 1931), *Deuteraphorura silvaria* (Gisin, 1952), *Agraphorura cf. naglitshi* (Gisin, 1960), *Folsomia candida* Willem, 1902, *Desoria trispinata* (Mac Gillivray, 1896), *Sinella coeca* (Schott, 1896), *Heteromurus nitidus* (Templeton, 1935), *Folsomia similis* Bagnall, 1939). Серед них лише *H. nitidus*, *D. trispinata* і *A. caecus* є факультативними синантропами, які траплялися одночасно як в урбанізованих, так і в природних біотопах регіону. Решта 9 видів колембол є облігатними синантропами, які не відмічені за межами досліджених міст. Аналіз

ареалів виявлених видів показав, що більшість з них походить із тропічних і субтропічних регіонів Палеарктики. Висловлено припущення, що імовірними причинами інтродукції досліджених колембол є вирощування екзотичних рослин та сільське господарство [3].

На підставі аналізу наявних літературних даних стосовно ареалогії колембол К. Хрстіансен і П. Беллінджер [28] зробили важливий висновок про те, що існуючі патерни географічного поширення видів на Землі були спричинені відносно недавніми тектонічними подіями (неогеновий період і пізніший час).

За даними А.Б. Бабенко [1], аналіз ареалів колембол не підтвердив зоогеографічної єдності Арктики. Проведені дослідження дозволили автору зробити важливі висновки

1) будь-який меридіальний сегмент тундрової зони характеризується специфічними фауністичними комплексами, які відповідають певному сектору Голарктики;

2) загалом для колембол Арктики характерніші регіональні, а не зональні фауністичні зв'язки;

3) колемболам характерна широтна диференційованість групи арктичних форм (виділені ландшафтно-зональні групи еварктів, геміарктів, гіпоарктів і гіперарктів);

4) виявлено зв'язок зонального розподілу та географічного поширення видів, а також їх ценотичних комплексів з широтними кліматичними градієнтами.

На основі проведених досліджень цей автор підтвердив гіпотезу про єдність чинників, що визначають основні особливості хорології пойкилотермних тварин Арктики. Згідно А.Б. Бабенко [1], при віднесенні видів до тої або іншої зональної категорії доцільніше використовувати особливості їх кількісного розподілу (визначити екологічний оптимум ареалу), а не географічні межі поширення. Крім того потрібно врахувати, що подібність сучасного розподілу та поширення зональних груп видів не завжди однозначно вказує на спільність їх походження, тобто диференціацію і тривале існування в межах певного типу ландшафту або угруповання [6]. На жаль, сьогодні не розроблені зрозумілі підходи до оцінки такої відповідності для більшості таксонів ґрунтових тварин.

Важливе значення колонізації в формуванні видового різноманіття регіональних фаун відмічено для різних груп педобіонтів: диплопод [2], дощових червів [19], турунів і наземних молосків [37], колембол [7, 43, 44] та ін. Широтний градієнт таксономічного багатства може бути обумовлений різною історією заселення території і найчастіше таке пояснення висувається у зв'язку з відновленням екосистем після зледенінь [26].

Вплив зледенінь на різноманіття локальних фаун. Опосередковано вплив історичних факторів на різноманіття біоти деякі автори оцінювали через показник "відстань до краю льодовика" [18, 38], оскільки для багатьох груп організмів відсутні палеонтологічні дані. Зокрема, Л. Пенев [38], виявив, що ця відстань помітно впливає на просторову мінливість видового складу жуків турунів Східноєвропейської рівнини, але мало визначає зміни загального видового багатства їхніх локальних фаун. При цьому, він також підкреслив важливу роль рефугіумів у південній частині Східноєвропейської рівнини для збереження біоти в період зледеніння. Цей і багато інших вчених сходяться у своїх висновках, що одна з причин, які впливають на розвиток біоти – різка зміна природних умов, що відбувалися під впливом зледенінь. Оскільки для колембол відсутні дані палеонтологічного літопису, нами проведено оцінку впливу останнього зледеніння на просторову диференціацію колембол у регіональному масштабі.

Комп'ютерне тестування із використанням програми Canoco показало, що фактор відстані локальних фаун колембол до краю льодовика не відіграє помітної ролі у просторових змінах загального видового багатства. Інакше кажучи, не зафіксовані достовірні кореляції цього фактора з показником видового багатства локальних фаун у дослідженому градієнті умов ($p > 0,05$). Навіть на території, яка була покрита льодовиком під час останнього зледеніння зафіксовані максимально високі показники видового багатства локальних фаун колембол. З літератури відомо, що помітне зниження видового багатства цієї групи педобіонтів відбувається лише в екстремальних умовах Арктики, особливо при переході від типових до арктичних тундр [1, 10, 11]. Незважаючи на це, досліджені нами локальні фауни колембол на території різних природних зон України по відношенню до краю останнього льодовика групуються у DCA-просторі за зональною ознакою (рисунок). Тобто, близько розміщені локальні фауни у межах виділених нами зон мають подібні значення загального видового багатства колембол. Це може свідчити про їх формування із спільного фауногенетичного центру.

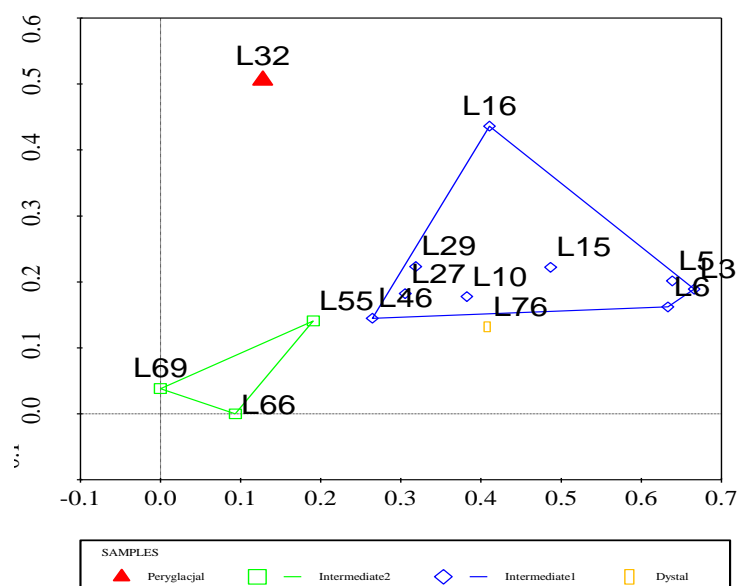


Рис. Ординація локальних фаун колембол в DCA-просторі по відношенню до краю льодовика (за даними загального видового багатства; без скорельованих змінних середовища). Відстань до льодовика: Peryglacial - перигляціальна зона, Intermediate2 – 2-га інтермедіальна зона, Intermediate1 – 1-ша інтермедіальна зона, Dystal - дистальна зона; локальні фауни L3 – L76 як у розділі "Методологічні аспекти роботи та досліджений матеріал".

Натомість встановлено, що фактор відстані до краю льодовика має більший вплив на видовий склад досліджених локальних фаун, ніж на їхнє загальне видове багатство [10, 12]. Післяльодовикова колонізація колемболами Східноєвропейської рівнини, очевидно, не могла відбуватися широким фронтом з півдня на північ і з південного сходу на північний захід. На це вказують результати порівняльного аналізу видового багатства сучасних локальних колемболофаун України [12]. Важливу роль у цьому

могли відігравати локальні центри консервації біоти на території Східноєвропейської рівнини в льодовиковий період, із яких відбувалося розселення видів у постгляціалний період. Лише окремі форми могли колонізувати звільнену від льодовика територію з півдня і сходу. До подібних висновків про мультирегіональну колонізацію ґрунтовими тваринами Західної Європи у постгляціалний період прийшли також К. Фієра і В. Ульріх [30].

Деякі автори вважають, що історичні чинники мають помітний вплив на просторову диференціацію біорізноманіття у невеликому інтервалі часу. Зокрема, встановлено, що різноманіття дерев, ссавців і птахів на території Північної Америки мало пов'язане з впливом останнього плейстоценового зледеніння [29].

Виходячи з проведеного аналізу, можна прийняти гіпотезу про автохтонний розвиток біоти під час валдайського зледеніння на території Східно-Європейської рівнини і низьку міграційну активність видів. Цю гіпотезу відстоюють також деякі інші автори [17, 18, 20]. Точка зору про значну кількість рефугіумів лісової рослинності в період пізньовалдайського зледеніння у Східній Європі підтверджується також численними палінологічними даними [21, 41].

Для перевірки цієї гіпотези нами проведено кореляційний аналіз даних про видове багатство локальних фаун колембол та їх відстань до імовірних рефугіумів лісової рослинності в Східній Європі [18]. На території України такими рефугіумами, за літературними даними [18], могли бути Подільська височина, Розточчя, Карпати, Поліська низовина, Придніпровська височина, Кримські гори, а також молдовські Кодри. Можна теоретично очікувати, що локальні фауни, які найближче розташовані до імовірних рефугіумів біоти будуть мати більше число видів. Однак, проведений нами аналіз показав, що достовірна кореляція між видовим багатством локальних фаун колембол і відстанню до імовірних рефугіумів відсутня (коефіцієнт рангової кореляції Spearman $R = -0,15$, $p = 0,67$). Очевидно, це результат того, що відстань є надто загальним показником, який не враховує ані міграційні шляхи, ані природні бар'єри поширення біотаксонів.

Незважаючи на це, нами відмічено, що деякі рефугіуми збігаються з місцями високої концентрації видового багатства локальних фаун колембол (Кримські гори, Українські Карпати, Розточчя) [7, 8]. Це, насамперед, обумовлено присутністю на цих територіях значної кількості ендемічних видів, гірських таксонів, а також форм, що перебувають на східній межі свого ареалу.

В останні роки на основі аналізу споро-пилкових спектрів [цит. за 18] з'явилася інформація, що організми з високою толерантністю до різких коливань клімату цілком могли існувати на території Північної Європи протягом усього періоду останнього зледеніння. Саме до таких груп можна віднести й колембол, як загалом холодовитривалих організмів.

Висновки

Таким чином, в результаті проведеного аналізу встановлено, що сучасні ареали колембол відображають історію становлення й еволюцію фауністичного складу цієї групи мікроартропод, тоді як зональні – подібність та відмінність структурних показників тваринного населення, і еколого-адаптивну специфіку таксонів, які є результатом впливу сучасних зонально-кліматичних умов. В хорології різних груп колембол значення екологічних та історичних чинників є різним з огляду на еволюційну історію таксону та його адаптивний потенціал.

Значення регіонально-фауногенетичних процесів у формуванні сучасних ареалів колембол Євразії зростає в напрямку з півночі на південь. Основні центри ендемізму колембол помірного поясу зосереджені в гірських регіонах, а також на прилеглих до

них височинах, які могли слугувати основними рефугіумами колембол під час зледеніння. Рівнинні фауни мають в основному міграційне походження.

Проведений аналіз не виявив достовірного зв'язку останнього Валдайського зледеніння з просторовою диференціацією видового багатства колембол за вектором відстані від краю льодовика. Досліджені локальні фауни колембол вздовж цього вектору краще диференціюються за видовим складом ніж за показником загального видового багатства. Сформульовано гіпотезу про переважання автохтонних процесів у формуванні регіональних фаун колембол на території України та їх мультирегіональну післяльодовикову колонізацію. Висловлено припущення, що на просторовий розподіл фауни колембол як на території України, так і мабуть всієї Східно-Європейської рівнини могли впливати як власні рефугіуми, так і сусідні центри консервації біоти. Ймовірно, що міграційна активність колембол, як холодовитривалої групи організмів, у передгляціальній зоні не була високою у післяльодовиковий період і її роль окремими авторами є дещо перебільшеною.

1. Бабенко А.Б. Коллемболы Арктики: структура фауны и особенности хоровологии: автореф. дисс. на соискание науч. степени д-ра биол. наук: спец. 03.00.08 "Зоология" и 03.00.16 "Экология". – М., 2005. – 48 с.
2. Головач С.И. Распределение и фауногенез двупарноногих многоножек Европейской части СССР // Фауногенез и филоценогенез. – М.: Наука, 1984. – С. 92-138.
3. Гусак О.В. Капрусь І.Я. Особливості інтродукції та синантропізації ґрунтових колембол // Тези наук.-практ. конф. Всеукр. студентського конкурсу в галузі "Екологія та екологічна безпека" (15-17 березня 2017 р.). – "Полтава, 2017. – С. 5.
4. Емельянов А.Ф. О так называемых историческом и экологическом подходах к биогеографическому районированию // Мат-лы IV междунар. конф. "Биологическое разнообразие Кавказа", посвященная 60-летию со дня рождения заслуженного деятеля науки РФ, академика РАН, проф. Абдурахманова Г.М. – Махачкала, 2002. – С. 120-123.
5. Есюнин С.Л. Фауна, географическое распределение и синэкология пауков Урала: автореф. дисс. на соискание науч. степени докт. биол. наук : спец. 03.00.16 "Экология". – М., 2004. – 46 с.
6. Еськов К.Ю. Дрейф континентов и проблемы исторической биогеографии // Фауногенез и филоценогенез [ред. Ю.И. Чернов]. – М.: Наука, 1984. – С. 24-92.
7. Капрусь І.Я. Ногохвостки (Collembola) Вольно-Подолья // Экология и фауна беспозвоночных западного Вольно-Подолья. – К.: Наук. думка, 2003. – С. 100-172.
8. Капрусь І.Я. Висотна диференціація таксономічного різноманіття колембол у гірських регіонах України // Наук. основи збереження біотичної різноманітності. – 2010. – Т. 1(8), № 1. – С. 235-246.
9. Капрусь І.Я. Значення колембол у системі біоіндикації лісових ценозів Карпат // Праці наук. тов-ва ім. Шевченка. – Львів, 1999. – Т. 3. – С. 235-248.
10. Капрусь І.Я. Ландшафтно-зональні та регіональні особливості фауністичних комплексів Collembola на території України // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Серія Біологія. – 2010. – Вип. 29. – С. 106-118.
11. Капрусь І.Я. Макрогеографічні тренди таксономічного різноманіття колембол (Collembola) // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Серія Біологія. – 2010. – Вип. 28. – С. 106-114.
12. Капрусь І.Я. Порівняльний аналіз фаун Collembola території України // Біологічні студії. – 2011. – Т. 5, № 3. – С. 135-154.
13. Капрусь І.Я. Таксономічна структура і типологія регіональних фаун ногохвісток (Collembola) Євразії // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2010. – Вип. 26. – С. 39-50.
14. Капрусь І.Я. Хорологія різноманіття колембол (філогенетичний, типологічний і фауністичний аспекти): автореф. дис. на здобуття наук. ступ. докт. биол. наук: спец. 03.00.08 "Зоология". – Київ, 2013. – 41 с.
15. Капрусь І.Я., Шрубович Ю.Ю., Таращук М.В. Каталог колембол (Collembola) і протур (Protura) України. – Львів, 2006. – 164 с.

16. Крыжановский О.Л. Состав и распространение энтомофаун земного шара. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2002. – 237 с.
17. Кузнецова Н.А. Организация сообществ почвообитающих колембол. – М.: ГНО "Прометей", 2005. – 244 с.
18. Морозова О.В. Таксономическое богатство флоры Восточной Европы: факторы пространственной дифференциации. – М.: Наука, 2008. – 328 с.
19. Перель Т.С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. – М.: Наука, 1979. – 272 с.
20. Развитие ландшафтов и климата Северной Евразии. Поздний плейстоцен – голоцен – элементы прогноза. 1. Региональная палеогеография / [Под общ. ред. А.А. Величко]. – М.: Наука, 1993. – 102 с.
21. Серебряный Л.Р. Смена природных обстановок в четвертичном периоде // Изв. АН СССР. Серия география. – 1975. – № 6. – С. 18-23.
22. Таращук М.В. Фаунистические комплексы ногохвосток (Collembola, Entognatha) лесостепи Евразии // Изв. РАН. Серия биологическая. – 1996а. – № 2. – С. 215-224.
23. Толмачёв А.И. Введение в географию растений: (лекции, читаемые студентам Ленинградского ун-та в 1958-1971 гг.). – Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. – 244 с.
24. Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. – М.: Мысль, 1975б. – 222 с.
25. Чернов Ю.И. Экология и биогеография. Избранные работы. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 580 с.
26. Ávila-Jiménez M.L., Coulson S.J. A Holarctic Biogeographical Analysis of the Collembola (Arthropoda, Hexapoda) Unravels Recent Post-Glacial Colonization Patterns // Insects. – 2011. – Vol. 2. – P. 273-296.
27. Braak C.J.F. ter, Smilauer P. CANOCO Reference manual and CanocoDraw for Windows User's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5) Microcomputer Power (Ithaca, NY). – USA, 2002. – 500 p.
28. Christiansen K. Bellinger P. The biogeography of Collembola // Polskie pismo entomologiczne. – 1995. – Vol. 64, Fasc. 1-4. – P. 279-294.
29. Currie D.J. Energy and large-scale patterns of animal and plant species richness // American Naturalist. – 1991. – Vol. 137. – P. 27-49.
30. Fiera C., Ulrich W. Spatial patterns in the distribution of European springtails (Hexapoda, Collembola) // Biological Journal of the Linnean Society. – 2012. – Vol. 105. – P. 498-506.
31. Hopkin S.P. Biology of the springtails (Insecta: Collembola). – Oxford, New York, Tokyo: Oxford University press, 1997. – 330 p.
32. Kaczmarek M. Comparison of the role of Collembola in different habitats // Soil Organisms as Component of Ecosystems. Ecological Bulletin (Stokholm). – 1977. – Vol. 25. – P. 64-74.
33. Kaprus' I.J. Revision of the Palearctic *Onychiurus* species of *obsiones* group (Collembola: Onychiuridae) // Invertebrate zoology. – 2008. – Vol. 5, № 1. – P. 53-64.
34. Kaprus' I.J. *Superodontella* Stach, 1949 (Collembola, Odontellidae) of Ukraine: new species, comparative morphological analysis and distribution // Acta zoologica cracoviensia. – 2009. – Vol. 52B, № 1-2. – P. 21-34.
35. Kaprus' I.J., Pomorski R.J. Review of the Palearctic *Protaphorura* Absolon, 1901 species of *octopunctata* group (Collembola: Onychiuridae) // Annales zoologici. – 2008. – Vol. 58, № 4. – P. 667-688.
36. Kaprus' I.J., Weiner W. The genus *Pseudachorutes* Tullberg, 1871 (Collembola, Neanuridae) in the Ukraine with descriptions of new species // Zootaxa. – 2009. – Vol. 2166. – P. 1-3.
37. Pawłowski J. Przemiany fauny od pleniglacjału do czasów współczesnych // Geografia Polski. Środowisko przyrodnicze. – Warszawa: PWN, 1991. – S. 159-177.
38. Penev L. Large-scale variation in carabid assemblages, with special reference to the local fauna concept // Annales Zoologici Fennici. – 1996. – № 33. – P. 49-63.
39. Pomorski J.R., Kaprus' I.J. Redescription of *Protaphorura octopunctata* (Tullberg, 1876) and *Protaphorura quadriocellata* (Gisin, 1947) with description of two new related species from Siberia and Europe (Collembola: Onychiuridae) // Revue Suisse de Zoologie. – 2007. – Vol. 114, № 1. – P.127-139.
40. Potapov M. Geographical differentiation of species within some genera of Isotomidae (Collembola) // Polskie pismo entomologiczne. – 1995. – Vol. 64, Fasc. 1-4. – P. 295-304.

41. Simakova A.N., Kozharinov A.V. Dynamics of the indicator plant species ranges in eastern Europe during the late Valdai // *Paleontologia i Evolucio.* – 1995. – Vol. 28-29. – P. 45-47.
42. Sterzyńska M., Kaprus' I.J. Skoczogonki (Collembola) Bieszczadzkiego Parku Narodowego i otuliny // *Monografie Bieszczadzkie.* – 2000. – Vol. 7. – P. 131-141.
43. Szeptycki A. Fauna of the springtails (Collembola) of the Ojcow National Park in Poland // *Acta zoologica cracoviensia.* – 1967. – Vol. 12. – P. 219-280.
44. Weiner W.M. Collembola of the Pieniny National Park in Poland // *Acta zoologica cracoviensia.* – 1981. – Vol. 25, № 18. – P. 417-500.
45. Weiner W.M., Kaprus' I.J. Revision of Palearctic species of the genus *Dimorphaphorura* (Collembola: Onychiurinae: Oligaphorurini) with description of new species // *Journal of Insect Science.* – 2014. – Vol. 14, Art. 74. – P. 1-30.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
 Львівський національний аграрний університет, Львівська обл., м. Дубляни
 e-mail: kaprus63@gmail.com

Капрусь І.Я.

Значение природно-исторических факторов в хорологии разнообразия коллембол

Установлено, что природно-исторические факторы имеют важное значение в формировании современных ареалов коллембол. Однако, в хорологии различных групп коллембол роль экологических и исторических факторов различна, в связи с эволюционной историей таксона и его адаптивным потенциалом. Значение регионально-фауногенетических процессов в формировании современных ареалов коллембол Евразии возрастает в направлении с севера на юг. Основные центры эндемизма коллембол умеренного пояса сосредоточены в горных регионах, а также на прилегающих к ним возвышенностях, которые могли служить основными рефугиумами коллембол во время последнего оледенения. Равнинные фауны имеют, в основном, миграционное происхождение. Сформулирована гипотеза о преобладании автохтонных процессов в формировании региональных фаун коллембол на территории Украины и их мультирегиональную послеледниковую колонизацию.

Ключевые слова: локальная и региональная фауна, видовое богатство, эндемики, ареалы, рефугиумы, оледенение, Украина.

Kaprus I.Ja.

The significance of historical factors for the chorology of Collembola diversity

It is established that historical factors are important in the formation of modern areas of Collembola. However, the role of ecological and historical factors in the chorology of separate groups of Collembola is different in connection with the evolutionary history of the taxa and their adaptive potential. The significance of regional faunogenetic processes in the formation of the modern areas of the Collembola of Eurasia is increasing in the north-south direction. The main centers of endemism of Collembola of the temperate zone are concentrated in mountainous regions, as well as in the hills adjoining them, which could serve as the main collembolan refugia during the last glaciation. The faunae of plains are mainly of migratory origin. The hypothesis on the predominance of autochthonous processes in the formation of regional collembolan faunae on the territory of Ukraine and their multiregional postglacial colonization is formulated.

Key words: local and regional fauna, species richness, endemics, areas, refugia, glaciation, Ukraine.