

**Національна академія наук України
National Academy of Sciences of Ukraine
Державний природознавчий музей
State Natural History Museum**

**ПРОБЛЕМИ ВИВЧЕННЯ ЕВОЛЮЦІЇ ТА ХОРОЛОГІЇ
ТАКСОНОМІЧНОГО РІЗНОМАНІТТЯ БІОТИ**

МАТЕРІАЛИ МІЖНАРОДНОЇ НАУКОВОЇ КОНФЕРЕНЦІЇ

30 вересня-1 жовтня 2011 року, м. Львів

**THE PROBLEMS OF RESEARCH IN EVOLUTION
AND CHOROLOGY OF BIOTA'S TAXONOMIC
DIVERSITY**

MATERIALS OF THE INTERNATIONAL SCIENTIFIC CONFERENCE

September 30-October 1, 2011, Lviv

Львів 2011

УДК 574.9 : 575.8

Проблеми вивчення еволюції та хорології таксономічного різноманіття біоти: Матеріали міжнародної наукової конференції (30 вересня-1 жовтня 2011 р.). – Львів, 2011. – 166 с.

У збірнику опубліковані матеріали доповідей, представлені на міжнародній науковій конференції у Львові, в яких висвітлено актуальні проблеми вивчення природно-історичних змін і просторового розподілу окремих груп біоти, а також питання про роль природничого музею у науковому відображенні явищ еволюції та біорізноманіття.

Для палеонтологів, зоологів, ботаніків, екологів, працівників природничих музеїв і природоохоронних установ, аспірантів і студентів природничих факультетів.

Організаційний комітет конференції

Юрій Миколойович ЧЕРНОБАЙ, д.б.н., проф.
Ігор Ярославович КАПРУСЬ, к.б.н., с.н.с.
Юлія Юхимівна ШРУБОВИЧ, к.б.н.
Платон Романович ТРЕТЯК, д.б.н., проф.
Лідія Олексіївна ТАСЄНКЕВИЧ, д.б.н., проф.
Данило Михайлович ДРИГАНТ, д.г-м.н., с.н.с.
Олександр Семенович КЛИМИШИН, д.б.н., с.н.с.
Андрій Андрійович БОКОТЕЙ, к.б.н., с.н.с.
Володимир Богданович РІЗУН, к.б.н., с.н.с.
Богдан Григорович ПРОЦЬ, к.б.н., с.н.с.

*Рекомендовано до друку вченою радою
Державного природознавчого музею НАН України*

Усі матеріали представлені в авторській редакції

ISBN 978-966-02-6105-1

© Державний природознавчий музей
НАН України

<i>Антонов А.Л.</i> РАСПРОСТРАНЕНИЕ ХАРИУСОВЫХ РЫБ (THYMALLIDAE, SALMONIFORMES) В БАССЕЙНЕ НИЖНЕГО АМУРА И ГИПОТЕЗЫ ФОРМИРОВАНИЯ ИХ АРЕАЛОВ	7
[<i>Antonov A.L.</i> DISTRIBUTION OF GRAYLING (THYMALLIDAE, SALMONIFORMES) IN THE LOWER AMUR BASIN AND HYPOTHESIS OF THEIR AREALS FORMING]	
<i>Варугин А.Ю.</i> ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МАССОВЫХ ВИДОВ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ В СУХОМ ЛИМАНЕ (СЕВЕРНОЕ ПРИЧЕРНОМОРЬЕ)	10
[<i>Varigin A.J.</i> SPATIAL DISTRIBUTION OF MASS SPECIES OF BIVALVES IN THE SUCHOY LIMAN (NORTH PRICHERNOMOR'E)]	
<i>Войчущин В.К.</i> ШЛЯХИ ФОРМУВАННЯ РАННЬОДЕВОНСЬКИХ ФАУН НА ПРИКЛАДІ БЕЗЩЕЛЕПНИХ (AGNATHA) ПОДІЛЛЯ	12
[<i>Voychyshyn V.K.</i> THE WAYS OF EARLY DEVONIAN FAUNAS GENESIS BY THE EXAMPLE OF PODOLIAN JAWLESS FISHES (AGNATHA)]	
<i>Гірна А. Я., Жукавець Є. М.</i> ФАУНА ПАВУКІВ ЛЬВІВСЬКОЇ ОБЛАСТІ: СТАН ВИВЧЕНОСТІ, ІСТОРІЯ ТА ПЕРСПЕКТИВИ ДОСЛІДЖЕНЬ	17
[<i>Girna A.J., Zhukavets J.M.</i> FAUNA OF SPIDERS OF THE L'VIVS'KA OBLAST': A POSITION OF STUDIES, HISTORY AND PROSPECTS OF RESEARCHES]	
<i>Гоблик К.М., Капрусь І.Я.</i> УГРУПОВАННЯ НОГОХВИСТОК (COLLEMBOLA) ЛУЧНИХ ЦЕНОЗІВ ЗАПЛАВИ РІКИ ЛАТОРИЦІ (ЗАКАРПАТСЬКА НИЗОВИНА) ...	21
[<i>Goblyk K.M., Kaprus' I.J.</i> COLLEMBOLA COMMUNITY OF FLOODPLAIN MEADOW CENOSIS OF THE LATORYCIA RIVER (TRANSCARPATHIAN LOWLAND)]	
<i>Годунько Р.Й., Прокопов Г.А., Дяків Х.І.</i> ХОРОЛОГІЯ ТА ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ РІЗНОМАНІТНОСТІ ОДНОДЕНОК (EPHEMEROPTERA) ТА ВЕСНЯНОК (PLECOPTERA) ГІРСЬКИХ СИСТЕМ УКРАЇНИ	25
[<i>Godun'ko R.J., Prokopov G.A., Diakiv Kh.I.</i> CHOROLOGY AND SPECIFIC FEATURES OF MAYFLY (EPHEMEROPTERA) AND STONEFLY (PLECOPTERA) DIVERSITY OF THE MOUNTAIN SYSTEMS OF UKRAINE]	
<i>Губин А. И.</i> ФАУНА НЕМАТОД ЗАЩИЩЕННОГО ГРУНТА БОТАНИЧЕСКОГО САДА ЛЬВОВСКОГО НАЦИОНАЛЬНОГО УНИВЕРСИТЕТА ИМ. И. ФРАНКА	35
[<i>Gubin A.A.</i> NEMATODE FAUNA OF THE PROTECTED GROUND IN BOTANICAL GARDEN OF THE I. FRANKO LVIV NATIONAL UNIVERSITY]	
<i>Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.І.</i> ПРОСТОРОВИЙ РОЗПОДІЛ МОЛЛЮСКІВ НА ЗАХОДІ УКРАЇНИ ТА МОЖЛИВОСТІ ВИДІЛЕННЯ І ОХОРОНИ ОСОБЛИВО ЦІННИХ ЛОКАЛЬНИХ МАЛАКОКОМПЛЕКСІВ	38
[<i>Gural-Sverlova N.V., Gural R.I.</i> SPATIAL DISTRIBUTION OF MOLLUSCS IN WESTERN UKRAINE AND POSSIBILITIES OF ALLOTMENT AND PROTECTION OF ESPECIALLY VALUABLE LOCAL MALACOSOCOMPLEX]	
<i>Капрусь І.Я.</i> ЦЕНОТИЧНА ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ НАСЕЛЕННЯ КОЛЕМБОЛ НА ТЕРИТОРІЇ ЧОРНОМОРСЬКОГО БІОСФЕРНОГО ЗАПОВІДНИКА	42
[<i>Kaprus' I.J.</i> CENOTICAL DIFFERENTIATION OF COLLEMBOLA COMMUNITIES ON THE TERRITORY OF CHORNOMORSKY BIOSPHERE RESERVE]	
<i>Капрусь І.Я., Sterzyńska М.</i> РОЛЬ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ РАЗНООБРАЗИЯ COLLEMBOLA	49
[<i>Kaprus' I.J., Sterzyńska M.</i> A ROLE OF CLIMATIC FACTORS IN SPATIAL DIFFERENTIATION OF COLLEMBOLA DIVERSITY]	

Киселева Г.А., Кучина Э.Г. СОВРЕМЕННАЯ ТЕНДЕНЦИЯ ДИНАМИКИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ МАКРОЗООБЕНТОСА В АССОЦИАЦИЯХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ПРИБРЕЖНОЙ АКВАТОРИИ ЧЕРНОГО МОРЯ	56
[<i>Kiseleva G.A., Kuchina E.G.</i> MODERN TENDENCY OF DIVERSITY DYNAMICS OF MACROZOOBENTHOS IN ALGAE ASSOCIATIONS OF BLACK SEA OFF-SHORE AQUATORIUM]	
Кобечинская В.Г., Ярош О.Б. ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ РЕДЧАЙШЕЙ ОРХИДЕИ КРЫМА – КОКУШНИКА ДЛИННОРОГОВОГО (<i>GYMNADENIA CONOPSEA</i> (L.) R. BR.)	60
[<i>Kobechinskaya V.G., Jarosh O.B.</i> ECOLOGICAL AND BIOLOGICAL FEATURES OF THE DEVELOPMENT AND DISTRIBUTION OF <i>GYMNADENIA CONOPSEA</i> (L.) R. BR.)]	
Konikiewicz Marta, Skarżyński Dariusz TAXONOMIC STUDIES ON THE GENUS <i>ISOTOMURUS</i> BÖRNER, 1903 (COLLEMBOLA, ISOTOMIDAE) IN POLAND	64
Краснова Е.Д., Чесунов А.В., Калякина Н.М., Бубнова Е.Н. ОПЫТ ПОЛНОЙ ИНВЕНТАРИЗАЦИИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ НА ОГРАНИЧЕННОМ УЧАСТКЕ ЗЕМНОЙ ПОВЕРХНОСТИ	66
[<i>Krasnova J.D., Chesunov A.V., Kaliakina N.M., Bubnova J.N.</i> CASE STUDY OF THE COMPLETE BIODIVERSITY INVENTORY ON THE PARTICULAR SITE]	
Кузярін О.Т. ЕПІГЕЙНІ МОХОПОДІБНІ ЗАПЛАВ БАСЕЙНУ ЗАХІДНОГО БУГУ	69
[<i>Kuziarin O.T.</i> EPIGEOUS BRYOBIONTA FOR THE FLOOD-LANDS OF THE WESTERN BUG RIVER BASIN]	
Крицкая Т.В. МИКРОЭВОЛЮЦИЯ ВИДОВ В КУЛЬТУРЕ ИНТРОДУЦЕНТОВ БОТАНИЧЕСКОГО САДА ОНУ ИМ. И.И. МЕЧНИКОВА	74
[<i>Krickaya T.V.</i> MICROEVOLUTION TYPES AT THE EXOTIC SPECIES CULTURE OF BOTANICAL GARDEN MECHNIKOV ONU]	
Мамчур А.П. ПЛЮЦЕНОВА ФЛОРА ЗАКАРПАТТЯ	78
[<i>Matshur A.P.</i> PLIOCENE FLORA OF THE TRANSCARPATHIAN]	
Манукян А.Р. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЗОНАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИХНЕВМОНИД ПОДСЕМЕЙСТВА DIPLAZONTINAE (HYMENOPTERA, ICHNEUMONIDAE) В ПАЛЕАРКТИКЕ	81
[<i>Manukian A.R.</i> THE GEORAPHIC AND ZONAL DISTRIBUTION OF THE DIPLAZONTINAE (HYENOPTERA, ICHNEUMONIDAE) IN THE PALAEARCTIC REGION]	
В.В Меламуд РІЗНОМАНІТТЯ НИЖЧИХ ПАНЦІРНИХ КЛІЩІВ (ACARI, ORIBATIDA, MACROPYLINA) ПРИРОДНИХ ЗОН ЗАХОДУ УКРАЇНИ	85
[<i>Melamud V.V.</i> DIVERSITY OF ORIBATID MITES (ACARI, ORIBATIDA, MACROPYLINA) NATURAL ZONES OF THE WESTERN PART OF UKRAINE]	
Морозов Н.С. СИНУРБИЗАЦИЯ И ОСОБЕННОСТИ ХОРОЛОГИИ ПТИЦ В ГОРОДСКИХ ЛАНДШАФТАХ	89
[<i>Morozov N.S.</i> SYNURBIZATION AND PECULIARITIES OF AVIAN CHOROLOGY IN URBAN LANDSCAPES]	
Морозова О.В. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ВАРЬИРОВАНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ ФЛОРЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ	93
[<i>Morozova O.V.</i> GEOGRAPHICAL PATTERNS OF VASCULAR PLANT FLORA DIVERSITY IN EASTERN EUROPE]	
Moroń D. WILD POLLINATOR COMMUNITIES ARE NEGATIVELY AFFECTED BY INVASION OF ALIEN GOLDENRODS IN GRASSLAND LANDSCAPES	98

<i>Некрасова О.Д., Тутар В.М.</i> ПОШИРЕННЯ АДВЕНТИВНОГО ВИДУ СОНЕЧКА <i>HARMONIA AXYRIDIS</i> (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE): СУЧАСНИЙ СТАН ТА ПРОГНОЗ	99
[<i>Nekrasova O.D., Tytar V.M.</i> DISTRIBUTION OF THE INVASIVE LADY-BIRD SPECIES OF <i>HARMONIA AXYRIDIS</i> (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE): PRESENT AND PREDICTED FUTURE HOME RANGE]	
<i>Новіков А.В.</i> ПРОБЛЕМИ І ПЕРСПЕКТИВИ АНАТОМО-МОРФОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ КВІТКИ	103
[<i>Novilov A.V.</i> THE ISSUES AND OUTLOOK ON THE ANATOMICAL AND MORPHOLOGICAL INVESTIGATIONS OF THE FLOWER]	
<i>Паньків Н.Є.</i> МОНІТОРИНГ СТАНУ ПОПУЛЯЦІЙ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОСЛИН МОНОЦЕНТРИЧНОГО ТА НЕЯВНОПОЛІЦЕНТРИЧНОГО ТИПІВ БІОМОРФ НА ПОДІЛЛІ НА ПРИКЛАДІ МОДЕЛЬНИХ ВИДІВ <i>CORONILLA CORONATA</i> L. І <i>HIPPOCREPIS COMOSA</i> L. (FABACEAE)	107
[<i>Pankiv N.Є.</i> MONITORING OF THE POPULATIONS STATE OF SUCH RARE SPECIES OF PLANTS AS <i>CORONILLA CORONATA</i> L. AND <i>HIPPOCREPIS COMOSA</i> L. (FABACEAE)]	
<i>Песков В.М., Синявська І.О.</i> ПРОСТОРОВИЙ ТА ЧАСОВИЙ АСПЕКТИ МІНЛИВОСТІ МОРФОЛОГІЧНОГО РІЗНОМАНІТТЯ В ПОПУЛЯЦІЇ ГУРТОВОЇ НОРИЦІ НА ПІВДНІ УКРАЇНИ	111
[<i>Peskov V.M., Syniavs'ka I.O.</i> SPATIAL AND TEMPORAL VARIABILITY OF THE MORPHOLOGICAL DIVERSITY AT SOCIAL VOLE POPULATION ON THE SOUTHERN PART OF UKRAINE]	
<i>Рукавець Є.В.</i> УГРУПОВАННЯ КОЛЕМБОЛ ІНТРАЗОНАЛЬНИХ ЦЕНОЗІВ ВОЛИНСЬКОГО ПОЛІССЯ	115
[<i>Rukavets J.V.</i> COLLEMBOLA COMMUNITIES OF INTRAZONAL CENOSIS OF THE VOLYN'S'KE POLISSYA]	
<i>Рябинин Н.А.</i> ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ ФАУНЫ ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ	120
[<i>Riabinin N.A.</i> ZOOGEOGRAPHICAL ELEMENTS OF FAUNA ORIBATID MITES RUSSIAN FAR EAST]	
<i>Сергеев М.Е.</i> СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ЖУКОВ-ЛИСТОЕДОВ (COLEOPTER, CHRYSOMELIDAE) КАРПАТ	124
[<i>Sergeev M.E.</i> CONTEMPORARY CONDITION ON THE STUDY OF LEAF-BEETLES (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) OF THE CARPATHIAN]	
<i>Сусуловський А.С.</i> ЗНАЧЕННЯ ПАРТЕНОГЕНЕЗУ У ФОРМУВАННІ СТРУКТУРИ ФЛІТЕТИЧНОГО РОЗМАЇТТЯ ҐРУНТОВИХ ENOPLIA (NEMATODA)	128
[<i>Susulovsky A.S.</i> THE ROLE OF PARTHENOGENESIS IN FORMING OF PHYLETIC DIVERSITY STRUCTURE OF SOIL-DWELLING NEMATODA ENOPLIA]	
<i>Тузяк Я.М.</i> СХЕМА БІОСТРАТИГРАФІЧНОГО РОЗЧЛЕНУВАННЯ НИЖНЬОКРЕЙДОВИХ ВІДКЛАДІВ РІВНИННОГО КРИМУ ЗА ФОРАМІНІФЕРАМИ	131
[<i>Tuziak J.M.</i> BIOSTRATIGRAPHIC SUBDIVISION SCHEME OF LOWER CRETACEOUS OF PLAIN CRIMEA BY FORAMINIFERAS]	
<i>Фальтынович В.</i> ГЕРБАРИЙ ПРОФЕССОРА ТАДЕУША СУЛЬМЫ КАК ИСТОЧНИК ЗНАНИЙ О ЛИШАЙНИКАХ ЧИВЧИНО-ГРИНЯВСКИХ ГОР	138
[<i>Faltynowicz W.</i> HERBARIUM OF PROFESSOR TADEUSH SUL'MA AS A KNOWLEDGES SOURCE ABOUT THE LICHENS OF CHYVCHYNO-GRYNYAVSKY MOUNTAINS]	

Хоменко В.М. ХОРОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ ЖУЖЕЛИЦ ЗАПОВЕДНИКА «АСКАНИЯ-НОВА»	140
[<i>Khomenko V.M.</i> CHOROLOGICAL STRUCTURE AND GEOGRAPHIC COMPLEXES OF THE GROUND-BEETLES OF “ASKANIA-NOVA” RESERVE]	
Червоненко О.В., Ємельянов І.Г. РОЛЬ ТА ЗНАЧЕННЯ НАУКОВИХ ФОНДОВИХ КОЛЕКЦІЙ НАЦІОНАЛЬНОГО НАУКОВО–ПРИРОДНИЧОГО МУЗЕЮ НАН УКРАЇНИ ДЛЯ ДОСЛІДЖЕННЯ СУЧАСНОГО СТАНУ БІОРИЗНОМАНІТТЯ УКРАЇНИ ТА СУМІЖНИХ ТЕРИТОРІЙ	146
[<i>Chervonenko O.V., Jemeljanov I.G.</i> ROLE AND SIGNIFICANCE OF THE FOUND COLLECTIONS OF THE NATIONAL MUSEUM OF NATURAL HISTORY NASU FOR STUDYING THE CURRENT STATE OF BIODIVERSITY IN UKRAINE AND ADJACENT TERRITORIES]	
Чесунов А.В. ОСОБЕННОСТИ РАЗНООБРАЗИЯ ГЛУБОКОВОДНОЙ ФАУНЫ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ЖИВОТНЫХ МИРОВОГО ОКЕАНА	149
[<i>Chesunov A.V.</i> PECULIARITIES OF DEEP-SEA FAUNA OF MICROSCOPIC ANIMALS IN THE WORLD OCEAN]	
Чуй О. В. ПОШИРЕННЯ ВИДІВ РОДУ <i>PULSATILLA</i> MILL. У ЗАХІДНОМУ ПОДІЛЛІ	153
[<i>Chuy O.V.</i> LOCATION OF THE SPECIES OF THE GENUS <i>PULSATILLA</i> MILL. IN WESTERN PODILLIA]	
Шрубович Ю.Ю. ЗОНАЛЬНИЙ ТА БІОТОПНИЙ РОЗПОДІЛ PROTURA УКРАЇНИ	157
[<i>Shrubovych Ju.Ju.</i> ZONAL AND BIOTOPIC DIFFERENTIATION OF PROTURA IN UKRAINE]	
Шумська Н.В. ЦЕНОТИЧНЕ РІЗНОМАНІТТЯ БУКОВИХ ЛІСІВ НИЖНЬОЇ ЧАСТИНИ ДОЛИНИ РІКИ ЛІМНИЦІ (ПЕРЕДКАРПАТТЯ)	159
[<i>Shums'ka N.V.</i> BEECH FORESTS CENOTICAL DIVERSITY OF THE LOWER PART OF THE LIMNYTSIA RIVER VALLEY]	
Чернобай Ю.М. ІНІЦІАЛЬНІ ҐРУНТИ ЯК МОДЕЛЬ КОЕВОЛЮЦІЙНИХ ПРОЦЕСІВ	163
[<i>Chernobay Y.</i> THE INITIAL SOILS AS A MODEL OF CO-EVOLUTION PROCESSES]	
Witkowski Z. ¹ and Chernobay Y. ² UNIQUE SEQUENCE OF EVENTS OR INTELLIGENT DESIGN: PARALLEL QUESTIONS OF CONTEMPORARY ASTRONOMY AND BIOLOGY	170

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ ХАРИУСОВЫХ РЫБ (THYMALLIDAE,
SALMONIFORMES) В БАССЕЙНЕ НИЖНЕГО АМУРА И ГИПОТЕЗЫ
ФОРМИРОВАНИЯ ИХ АРЕАЛОВ
(DISTRIBUTION OF GRAYLING (*THYMALLIDAE*, *SALMONIFORMES*) IN THE
LOWER AMUR BASIN AND HYPOTHESIS OF THEIR AREALS FORMING)**

Антонов А.Л.

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, г. Хабаровск, Россия
e-mail: antonov@ivep.as.khb.ru

В настоящее время установлено, что в бассейне Нижнего Амура¹ обитает два вида хариусов – нижеамурский *Thymallus tugarinae* Knizhin, Antonov, Safrohov et Weiss, 2007 и желтопятнистый *Th. grubii flavomaculatus* Knizhin, Antonov, Weiss, 2006 [3,4]; последний, скорее всего, является подвидом амурского *Th. grubii* Dybowski, 1869. В данном сообщении представлены данные по современному распространению этих хариусов и рассмотрены предполагаемые возможные пути формирования их ареалов.

Материал собран в период с 1975 по 2010 г. Всего в пределах бассейна Нижнего Амура было обследовано более 60 водотоков (от верховьев р. Бикин до р. Чоме в лимане Амура) и 6 горных озер в бассейне р. Амгунь. Рыб отлавливали ставными сетями (ячей 10-30 мм), неводом, спортивной снастью, сачком. Всего было отловлено более 600 экземпляров хариусов.

Ареал нижеамурского хариуса занимает большую часть бассейна Нижнего Амура, включая реки Амурского лимана. В летний период вид не встречается только в равнинных реках; нет его в низовьях горных и полугорных рек и в самых верхних частях бассейнов крупных притоков Амура (рр. Амгунь, Анюй, Горин, Гур, Кур, Урми) и Уссури (Хор, Бикин). Не обнаружен этот вид и в горных озерах. Зимний ареал существенно меньше летнего; зимовка основной части рыб происходит в нижних и средних участках вышеназванных рек, а также в низовьях средних рек. Рыбы из малых горных притоков первого порядка равнинных рек - Амура, Уссури и нижней Амгуни скатываются на зимовку в эти реки.

Ареал желтопятнистого хариуса включает только верхние части бассейнов крупных притоков Амура и Уссури. Он обнаружен автором в притоках верхней Амгуни (рр. Мерек, Сулук, Герби, Керби, Нимелен), в бассейнах верхнего и среднего течения рр. Анюй (в том числе в рр. Уджаки, Гобилли, Богбасу и Тормасу), Гур (в том числе в притоке Хосо), Кур, Урми (вниз до р. Беранджа включительно); предполагается обитание в верховьях р. Горин. В бассейне р. Уссури этот хариус найден в верхних притоках р. Хор (рр. Сукпай и Чукен), а также в р. Бикин выше впадения р. Зева. В средних и нижних частях этих рек летом он не обитает. В малых и средних реках – притоках первого порядка Амура, Уссури и нижнего течения Амгуни (ниже устья р. Нимелен) этот хариус также не обнаружен. Его нет и в горных озерах. К зиме ареал его, также как и у нижеамурского, сокращается; рыбы зимуют в средних участках вышеназванных рек.

Таким образом, ареалы этих хариусов в бассейне Амура значительно перекрываются, но в целом, ареал нижеамурского хариуса существенно больше.

Анализ данных по палеогеографии региона [1,6,7] с учетом данных по эволюции и генетике хариусовых рыб [2-4, 8-10] позволяет предположить вероятное формирование ареалов хариусов, населяющих бассейн Нижнего Амура. Согласно результатам анализа ДНК, обособление группировки, населявшей бассейн пра-Амура от группировки хариусов, населявшей древние реки Сибири произошло примерно на рубеже плиоцена и плейстоцена, около 4-4,5 млн. лет назад [8]. Уровень дивергенции

¹ - под бассейном Нижнего Амура понимается бассейн Амура ниже устья р. Уссури и бассейн последней

между нижеамурским и желтопятнистым хариусами составляет 4,37% [2]. Это позволяет предполагать их аллопатрическое происхождение. Известно также, что скорость эволюции митохондриальной ДНК у хариусовых рыб составляет около 1% за 1 млн. лет [10]. По данным Ю.Ф. Чемякова [7] и А.Н. Махинова [6] в позднем неогене пра-верхний Амур, пра-Зейя и пра-Бурейя, а также верхняя часть водосбора пра-Сунгари составляли единую речную систему пра-Зейи, которая имела направление на юг и впадала в Желтое море. Пра-Амур и пра-Амгунь формировали свои водосборы восточнее и севернее и имели самостоятельный сток в океан [7]. В конце плиоцена из-за тектонических процессов произошел перехват водами пра-Амура верхнего отрезка пра-Зейи в районе хребта Малый Хинган, в результате чего сформировалась речная система Амура, близкая к современной [1,7]. Скорее всего, становление нижеамурского хариуса происходило в системе пра-Нижнего Амура или пра-Амгуни, а после перестройки речной сети этот вид расселился на большей части бассейна Амура. Желтопятнистый хариус близок к вышеамурскому; они, согласно генетическим исследованиям, имеют монофилетическое происхождение, уровень дивергенции между ними 1,4% [8]. Эти данные позволяют предполагать, что хариус из верхнего течения Амура после перестройки речной сети проник в нижнюю часть бассейна, где в дальнейшем он сформировался как желтопятнистый хариус. Но, так как здесь уже обитал и другой вид – нижеамурский, то вследствие конкуренции желтопятнистый хариус вынужден был заселить самые верховья рек. Отсутствие его в средних и малых притоках Амура, Усури и нижней Амгуни, где в массе обитает нижеамурский хариус, скорее всего, есть результат конкуренции.

С другой стороны, распространение желтопятнистого хариуса в бассейне Амура и на сопредельных территориях (реки юго-западного Приохотья и северной части бассейна Японского моря) согласуется с данными Г.У. Линдберга [5] о катастрофических подъемах уровня моря в четвертичный период. Трансгрессии моря (до +150-180 м от современного уровня) производили губительное воздействие на типично пресноводных рыб. В таких условиях этот подвид мог сохраниться только в верхних участках крупных рек. Но почему же тогда нижеамурский хариус обитает в ниже расположенных участках крупных рек и во всех малых горных реках бассейна, в том числе и в реках лимана Амура? Возможно, повторное заселение им этих рек произошло уже после трансгрессий моря. Желтопятнистый хариус, вследствие своей узкой экологической специализации и, вероятно (в меньшей степени) из-за конкуренции уже не смог заселить эти водотоки.

Литература

1. Варнавский В.Г. Корреляция геологических событий. М.: Наука, 1985. 145 с.
2. Книжин И.Б., Вайс С.Дж., Антонов А.Л., Фруфе Э. Морфологическое и генетическое разнообразие амурских хариусов (*Thymallus*, *Thymallidae*) // Вопр. ихтиологии. – 2004. – т. 44, № 1. – с. 59-70.
3. Книжин И.Б., Антонов А.Л., Вайс С.Дж. Новый подвид амурского хариуса *Thymallus grubii flavomaculatus* ssp. nova (*Thymallidae*) // Вопр. ихтиологии. – 2006. – т. 46, № 5. – с. 581-589.
4. Книжин И.Б., Антонов А.Л., Сафронов С.Н., Вайс С. Дж. Новый вид хариуса *Thymallus tugarinae* sp.nova (*Thymallidae*) из бассейна Амура // Вопр. ихтиологии. – 2007. – т. 47, № 2. – с. 139-156.
5. Линдберг Г.У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. – Л.: Наука, Ленингр. Отд., 1972. – 548 с.

6. Махинов А.Н. Современное рельефообразование в условиях аллювиальной аккумуляции. Владивосток: Дальнаука, 2006. 232 с.

7. Чемяков Ю.Ф. История развития речной сети в бассейне Амура // Известия АН СССР. Сер. географическая. – 1964. – № 1. – с. 81-92.

8. Froufe E., Knizhin I., Koskinen M.T., Primmer C.R. and S. Weiss. Identification of reproductivity isolated lineages of Amur grayling (*Thymallus grubii* Dybowski 1869): concordance between phenotypic and genetic variation // *Mol. Ecology*. – 2003. – V. 12. – P. 2345-2355.

9. Froufe E., Knizhin I., Weiss S. Phylogenetic analysis of the genus *Thymallus* (grayling) based on mtDNA control region and ATPase 6 genes, with inferences on control region constrains and broad-scale Eurasian phylogeography // *Mol. Phylogen. and Evolution*. – 2005. – V. 34. – P. 106-117.

10. Koskinen M.T., Knizhin I., Primmer C.R., Schlotter C., Weiss S. Mitochondrial and nuclear DNA phylogeography of *Thymallus* spp. (grayling) provides evidence of ice-age mediated environmental perturbation in the worlds oldest body of freshwater, Lake Baikal // *Mol. Ecology*. – 2002. – V. 11. – P. 2599-2611.

**ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МАССОВЫХ ВИДОВ
ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ В СУХОМ ЛИМАНЕ
(СЕВЕРНОЕ ПРИЧЕРНОМОРЬЕ)
(SPATIAL DISTRIBUTION OF MASS SPECIES OF BIVALVES IN THE SUCHOY
LIMAN (NORTH PRICHERNOMOR'E))**

Варигин А.Ю.

Одесский филиал Института биологии южных морей НАН Украины, г. Одесса,
e-mail: sealife_1@mail.ru

Сухой лиман расположен в 20 км к юго-западу от города Одессы. Он представляет собой типичный приморский лиман, состоящий из двух частей. Южная глубоководная часть является преобразованным морским заливом, на берегах которого функционируют порт и судоремонтный завод. Северная мелководная часть лимана отделена от южной узким проливом, через который перекинут понтонный мост.

Полигоном для исследований была выбрана мелководная часть лимана, представляющая собой вытянутый с севера на юг водоем, на берегах которого отсутствуют промышленные предприятия. Пространственное распределение массовых видов двустворчатых моллюсков изучали на всем протяжении полигона от понтонного моста до северной оконечности лимана. При этом учитывали тип грунта и соленость воды. Изменение характера грунта на полигоне имеет четкий градиент, направленный с юга на север. Так, в районе понтонного моста преобладают крупнозернистые пески с примесью ракуши, среди которых часто попадаются небольшие валуны. Затем по мере продвижения к северу гранулометрический состав грунта меняется. На смену пескам с размером зерен от 0,5 до 1,0 мм, приходят более мелкие фракции от 0,1 до 0,25 мм. Затем следует заиленный песок и серый ил с размером зерна менее 0,05 мм. Черные илы наблюдаются у северной оконечности лимана, где расположены пресноводные источники.

Соленость воды также постепенно снижается в направлении с юга на север. Если в районе понтонного моста она составляет от 12,8 до 16,3 ‰, то у северной оконечности не превышает 4,2 – 4,8 ‰. Такая низкая соленость воды является критической для многих видов морских двустворчатых моллюсков, поэтому на черных илах в северной оконечности лимана живых экземпляров обнаружено не было. Глубина на всем протяжении полигона не превышала 1,5 – 2 м.

Цель работы заключалась в определении закономерностей пространственного распределения массовых видов двустворчатых моллюсков в Сухом лимане в зависимости от характера грунта. Пробы отбирали с помощью рамки, размером 20x20 см, обтянутой мельничным газом. Затем материал промывали через систему сит с минимальным размером ячеек 1 мм. Отобранных моллюсков в живом виде доставляли в лабораторию, где производили стандартные морфометрические измерения.

Как показали проведенные исследования, руководящим видом зообентоса Сухого лимана оказался двустворчатый моллюск *Abra ovata* (Pilippi, 1836) [1, 2]. Этот небольшой по размеру моллюск (высота раковины не превышает 16 мм) является типичным пелофилом. Он предпочитает илистые грунты, устойчив к дефициту кислорода в воде и выдерживает опреснение до 5 ‰ [4, 5]. Он свободно перемещается в толще ила с помощью хорошо развитой ноги. В Причерноморских лиманах *A. ovata* достигает значительной численности и, обладая тонкостенной раковиной, является излюбленным кормовым объектом для многих промысловых рыб [3]. Наибольшего

развития этот вид достигал в средней части полигона. Здесь при средней численности 978 экз. \cdot м⁻² его биомасса составляла 372,5 г \cdot м⁻².

В районе понтонной переправы средняя численность *A. ovata* была 564 экз. \cdot м⁻², а биомасса – 212,25 г \cdot м⁻². Кроме того, значительно различался размерный состав поселений моллюсков в разных частях полигона. Так, анализ размерно-частотного распределения показал, что в наиболее благоприятной для роста средней зоне полигона основу поселений составляют особи модальной группы от 12,8 до 14,6 мм. В южной части полигона в соответствующую группу входили экземпляры от 9,3 до 11,2 мм.

Следующим широко распространенным в Сухом лимане видом является двустворчатый моллюск *Cerastoderma glaucum* Poiret, 1789. Этот вид по способу питания является типичным фильтратором. Ввиду того, что у него сравнительно короткие сифоны, он предпочитает держаться ближе к поверхности грунта. Поселяется преимущественно на песке и заиленном песке. Наибольшего количественного развития этот моллюск достигал в районе понтонной переправы, где грунт представлен в основном песком с примесью ракуши. Так, средняя численность *C. glaucum* в этом районе достигала 745 экз. \cdot м⁻², а биомасса – 428,5 г \cdot м⁻². В средней зоне полигона численность этого моллюска была 376 экз. \cdot м⁻², а биомасса – 282,7 г \cdot м⁻².

На небольших валунах расположенных в районе понтонной переправы часто встречались отдельные дружки двустворчатого моллюска *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819. Этот широко распространенный вид является активным фильтратором. Он предпочитает поселяться на твердых субстратах, прочно прикрепляясь к ним с помощью нитей биссуса. Численность этого моллюска в районе понтонной переправы составляла 267 экз. \cdot м⁻², а биомасса – 831,5 г \cdot м⁻². В дружках *M. galloprovincialis* часто поселялся более мелкий двустворчатый моллюск *Mytilaster lineatus* Gmelin, 1790. По способу питания он тоже фильтратор. Его численность в районе понтонной переправы составляла 182 экз. \cdot м⁻², а биомасса – 23,2 г \cdot м⁻². В средней части полигона эти виды моллюсков не были обнаружены в виду отсутствия там подходящего субстрата для прикрепления.

Таким образом, пространственное распределение двустворчатых моллюсков в Сухом лимане определяется, в основном, характером грунта.

Литература

1. Лосовская Г.В. Об изменениях донной фауны Сухого лимана после соединения его с морем // Биологические проблемы океанографии южных морей. – Киев: Наук. Думка, 1969. – С. 56 - 59.
2. Синегуб И.А. Макрозообентос Сухого лимана и смежной части Черного моря // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2002, вып. 1(6). – С. 338 - 345.
3. Старушенко Л.И., Бушуев С.Г. Причерноморские лиманы Одесщины и их рыбохозяйственное использование. Одесса: Астропринт, 2001. – 152 с.
4. Kevrekidis T., Kasapis K., Kalpia V. Life cycle, population dynamics, growth and production of *Abra segmentum* (Mollusca, Bivalvia) at low salinities in a Mediterranean lagoon // Helgol. Mar. Res. – 2009. – № 63. – P. 277 - 285.
5. Sprung M. Observations on the life cycle of *Abra ovata* on an intertidal mud flat in Portugal // J. Mar. Biol. Ass. UK. – 1994. – № 74. – P. 919-925.

**ШЛЯХИ ФОРМУВАННЯ РАННЬОДЕВОНСЬКИХ ФАУН НА ПРИКЛАДІ
БЕЗЩЕЛЕПНИХ (AGNATHA) ПОДІЛЛЯ
(THE WAYS OF EARLY DEVONIAN FAUNAS GENESIS BY THE EXAMPLE
OF PODOLIAN JAWLESS FISHES (AGNATHA))**

Войчишин В.К.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
e-mail: victor@museum.lviv.net

Дослідження фауногенезу палеобіоти має важливе значення для пізнання процесів еволюції біорозмаїття, які становлять фундаментальний інтерес для сучасної біологічної науки [1]. Процеси фауногенезу включають видоутворення, формування вищих таксонів, адаптивну радіацію, міграції, вимирання, тощо [6], тобто явища, які можна відстежити протягом геологічно значимих відрізків часу.

До середини палеозойської ери переважна частина біоти зосереджувалась в морському середовищі. Вінцем тогочасної еволюції були перші викопні хребетні – безщелепні та риби, які мешкали в неритичній зоні епіконтинентальних морів протягом силурійського та девонського періодів. Тут ми зупинимось на спробі відтворити закономірності формування ранньодевонських іхтіофаун на прикладі Поділля – одного з класичних місцезнаходжень решток викопних безщелепних.

Як відомо, глобальне поширення морських організмів визначалося тектонічними та палеогеографічними факторами, головними з яких були клімат, трансгресії/регресії та океанічні течії [7]. Тому важливими для висвітлення фауногенезу у девонському басейні Поділля є палеогеографічні моменти.

Поділля, в числі інших регіонів з відомими агнатними фаунами, в пізньому силурі – ранньому девоні знаходилося в тропічних широтах південної півкулі на південній окраїні Балтійського континенту (Рис. 1).

Ключовою для висвітлення регіонального фауногенезу ранньодевонських агнат є наявність зв'язків між іхтіофаунами в межах силурійських континентів Лаурентія та Балтія. Найвагомішою подією у палеогеографії цих континентів у середньому палеозої було їхнє взаємне зіткнення, що супроводжувалося утворенням гір (так звана Каледонська орогенія) і формуванням нового єдиного континенту, відомого під назвами Євроамерика, або Лауруссія.

Зіткнення Лаурентії та Балтії (яке, ймовірно, почалося у середньому силурі) призвело до змикання меридіонального палеоокеану Япетус, вздовж берегів якого і пролягав найкоротший шлях можливих прибережних міграцій агнат між Західною Європою та Поділлям, з однієї сторони, та Шпіцбергеном і Новою Землею, з іншої (Рис. 1). Після зіткнення можливість зв'язку між відповідними фаунами цим шляхом стала проблематичною. Подільський палеобасейн взагалі опинився у відносній ізоляції від інших регіонів, оскільки у ранньому девоні море Волино-Поділля поступово втрачало зв'язки з басейном Південної Балтики [5]. Втім, навіть після завершення процесів орогенезу вздовж західного краю Балтійського континенту залишилося чимало басейнів різного розміру, які під час паводків та сізігійних припливів могли забезпечувати тимчасові "коридори" для міграції іхтіофауни [3].

Телодонти вважаються ймовірними пелагічними (нектонними) тваринами [9]. Однак нектонні організми активно рухаються в товщі води і здатні протистояти течіям і незалежно переміщатися на далекі дистанції. Сумнівно, щоб викопні агнати (включно з телодонтами) мали такі можливості. Вірогідніше вони, як прибережні мешканці, без плавального міхура та інших пристосувань до активного руху крізь товщу води, могли

поширюватися швидше пасивним способом вздовж узбережжя, і ці міграції значною мірою підтримувались прибережними або іншими течіями. Ймовірно певний виняток з них становлять представники ряду *Furcasaudiformes*, які, судячи з їхньої морфології, були краще адаптованими до активного плавання, і більш незалежними від перебування у придонній зоні. Широке поширення телодонтів у пізньому силурі та ранньому девоні, включаючи Подільський басейн, можна пояснити їхньою колонізацією різних морських середовищ (від лагун до шельфового схилу), а також особливостями їхньої тафономії (мікроскопічна луска, яка могла розноситися на великі відстані).

З-поміж панцирних гетеростраків циатаспідиди швидко досягли значного різноманіття у пізньому силурі, але стали рідкісними до кінця раннього девону [4, 11]. Схоже, що вони віддавали перевагу солоним або солонуватим мілководним середовищам, і, в цьому зв'язку, не повинні були мати особливих перешкод щодо міграції вздовж берегової лінії моря. Цим може пояснюватись їхнє поширення у Північній Америці, Гренландії, Європі та на Північній Землі. Однак, мешкаючи в придонному шарі води і за будовою тіла не в стані витримувати тривалий час сталій напрям руху, ці, переважно дрібні, тварини не могли бути активними мігрантами [4]. Їхньому поширенню, як і випадку телодонтів, вочевидь сприяли прибережні течії.

Птераспідиди до певної міри замінили циатаспідид [11] у ранньодевонських мілководних басейнах, від, ймовірно, солонуватих до прісноводних. Ця група мала конфігурацію тіла, яка значно покращувала пересування в товщі води [3]. Однак, ймовірно, навіть це не дозволяло їм досягти рівня активних нектонних рейдерів [8]. Загалом, те ж саме можна сказати і про остеоостраків, форма щита яких переконливо свідчить про придонний спосіб життя на локальних територіях, хоч вони мали подібні



Рис. 1. Палеогеографія Лаурентії та Балтії (пізній силур), основні регіональні фауни панцирних агнат та вірогідні шляхи зв'язків між ними (пізній силур- ранній девон) (за [3]).

до птераспідидних адаптації щодо оптимізації способу плавання. У випадку обох цих груп, беручи до уваги їхні ймовірні преференції до солонуватих мулистих, чи навіть до

прісноводних середовищ, можливості міграції у прибережному морському мілководді не такі очевидні, як для циатаспід. Тим не менше, обидві групи географічно представлені не менш широко [3].

Зазвичай центрами походження та первинного розселення вважають райони, де таксон відомий з найдавніших відкладів [7]. Тому стратиграфічний розподіл решток відповідних таксонів був взятий до уваги в якості основного критерію визначення векторів поширення агнат. У випадку безщелепних (як і багатьох інших викопних груп) тренд збільшення розмірів тіла співпадає з еволюцією того чи іншого філуму. Зазначений тренд може служити додатковим критерієм для припущень палеозоогеографічного характеру про центри утворення та напрями поширення викопних агнат [3].

Фауна панцирних безщелепних раннього девону Поділля станом на сьогоднішній день відома у складі 4 родів циатаспід (ряд *Syathaspidiformes*), 4 родів інших («мозаїчних») гетеростраків (підклас *Heterostraci*), 16 родів птераспід (ряд *Pteraspidiformes*) та 14 родів цефаласпід або остеостраків (підклас *Osteostraci*), разом 38

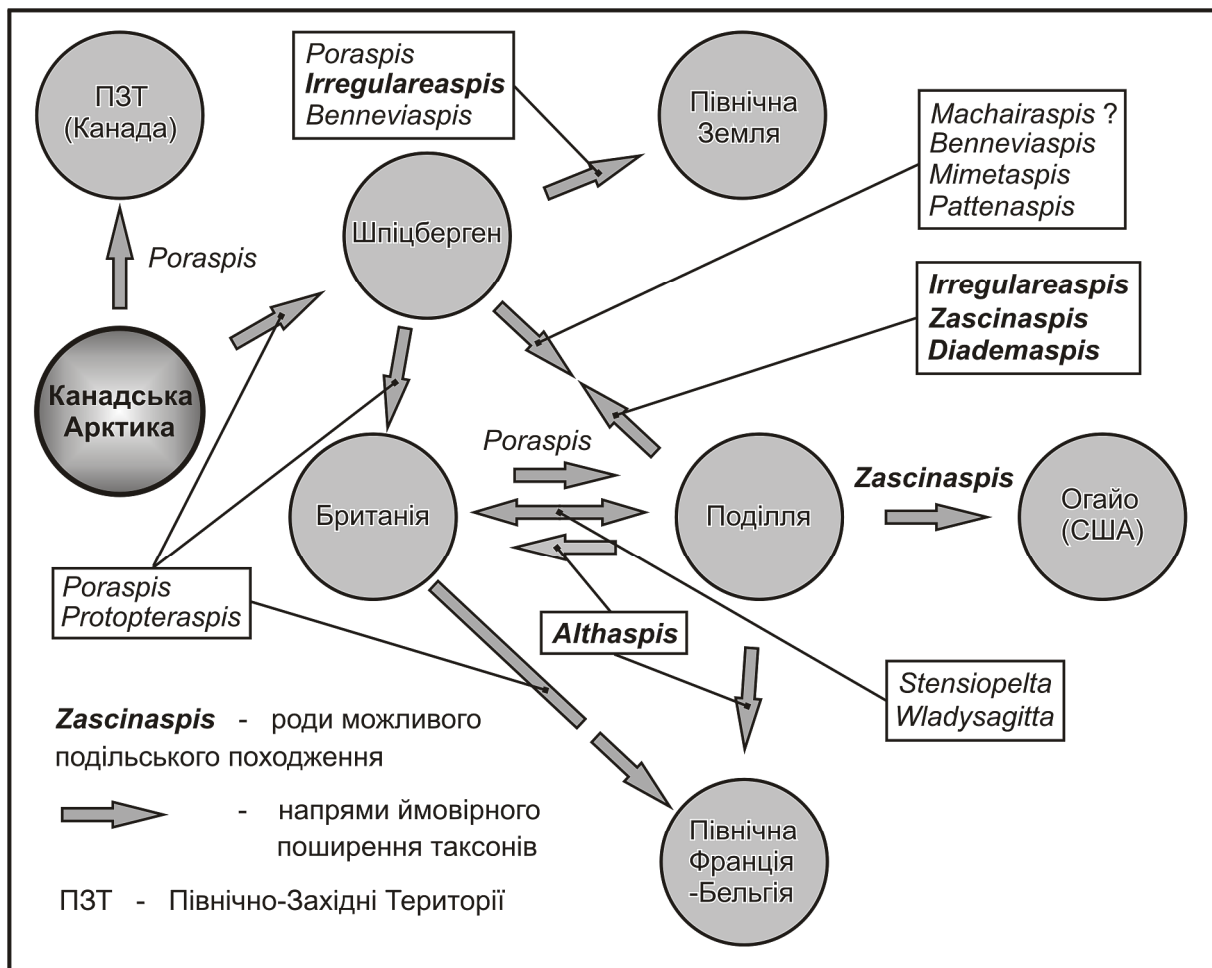


Рис. 2. Схема поширення роду *Protopteraspis*, а також подільських таксонів панцирних безщелепних родового рангу в межах ранньодевонського Євроамериканського континенту.

родів, з яких 16 де-факто є ендеміками регіону [12]. В результаті аналізу стратиграфічного та географічного поширення подільських родів викопних агнат було

виділено 9 таксонів, для яких можна робити припущення щодо центрів їхнього походження та напрямів міграції [3, 12].

Центром походження циатаспід та птераспід вірогідно була Канадська Арктика (Рис. 1) [3, 10, 12]. Відповідно, подільські гетеростраки вели своє походження від мігрантів з Арктичної Канади. Перші циатаспіді поширились сюди через Шпіцберген та Великобританію орієнтовно в другій половині силурійського періоду. В їх числі був рід *Poraspis* або ж його безпосередні предки (Рис. 2). Цей рід є унікальним за розмахом поширення в межах Євроамерики – від Північно-Західних Територій (Канада) до Поділля. До речі, лише циатаспіді та деякі представники мозаїчних гетеростраків (*Tesseraspis*) поєднують девонські іхтіофауни Поділля та Канадської Арктики, найбільш віддалених регіонів зі спільними родами агнат. У всіх таких випадках відповідний таксон відмічений (крім двох зазначених регіонів) також на Шпіцбергені та у Великобританії, або в обох цих регіонах, які служили мостом між згаданими (крайніми) точками ареалу. Можлива причина цього - циатаспіді виникли раніше за птераспід, і тому відповідні роди мали більше часу на таке широке поширення, крім того, вірогідно, вони були більш пристосованими до поширення в морському середовищі (див. вище). Цікаво, однак, що найдавніший представник подільських циатаспід, рід *Irregularaspis*, в Канаді не знайдений. Є підстави вважати, що центром його походження могло бути Поділля, звідки він поширився до Шпіцбергена, а потім до Нової Землі [3].

Птераспіді Поділля ймовірно теж походять від вихідців з Канади або Шпіцбергена, однак хвиля їхньої міграції могла відбутися вже ближче до початку девону. Вектор поширення (Канада – Західна Європа) роду *Protopteraspis*, одного з найбільш примітивних птераспідоморфних гетеростраків, можна вважати класичним для ранніх представників групи. Він не зустрічається на Поділлі, однак наглядно демонструє можливі шляхи птераспідної інвазії у подільський басейн (Рис. 2). Можливо, подільський басейн був центром походження таких морфологічно несхожих родів, як *Zascinaspis* та *Althaspis*. Перший з них поширився до Шпіцбергена та штату Огайо (США) [3], другий – поєднував фауни Поділля та західноєвропейських регіонів.

Центр походження цефаласпід (*Osteostraci*) залишається невідомим. Представники примітивних остеостраків (ряди *Ateleaspidiformes* та *Tremataspidiformes*) з коротким або видовженим, позбавленим рогів щитом відомі з раннього-середнього силуру Великобританії (*Ateleaspis*) та Естонії (трематаспіді). Однак представники подільських остеостраків (ряди *Cephalaspidiformes*, *Venneviaspidiformes* та *zenaspididi*) належать до окремих філумів, початки яких губляться десь у ранньому силурі [2]. Вони з'явилися майже одночасно у різних регіонах Лаурентії починаючи з лохковського віку, демонструючи при цьому значне таксономічне та морфологічне розмаїття. З-поміж них рід *Diademaspis* на Поділлі представлений менш численними, геологічно старшими та помітно дрібнішими формами, ніж на Шпіцбергені, що може свідчити про подільське походження таксону [3]. Натомість, низка інших родів остеостраків ймовірно поширилась сюди зі Шпіцбергена (Рис. 2).

Надалі фауногенез агнат на Поділлі відбувався за умов спорадичної двосторонньої міграції фауністичних елементів між Поділлям, Великобританією та Шпіцбергенем (Рис. 2). Результатом такої міграції є, наприклад, поширення родів *Stensiopelta* та *Wladysagitta* виключно у відкладах Поділля та Великобританії (Рис. 2), а представників *Larnovaspidae* – у всіх трьох регіонах. Частка ендеміків могла зростати у ранньому девоні за рахунок процесів видоутворення та адаптивної радіації в умовах прогресу ізоляції басейнів (яскравим прикладом цього можуть служити подільські ендемічні таксони – родина *Podolaspidae* з лохковського часу, рід *Citharaspis* – з празького).

Таким чином, ранньодевонська фауна панцирних безщелепних Поділля ймовірно сформувалася в результаті міграції агнат з інших регіонів, радіації окремих таксономічних груп у подільському басейні з утворенням як ендемічних таксонів, так і таксонів-мігрантів, та наступного двостороннього обміну з суміжними фаунами.

Література

1. Алексеев А.С., Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г. Эволюция таксономического разнообразия. – Москва, 2001. – 126 с.
2. Афанасьева О.Б. Подкласс Остеостраки. В: Л.И. Новицкая и О.Б. Афанасьева (ред.) Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. Москва, 2004. – С. 210–268.
3. Войчишин В.К. Таксономічне розмаїття фауни панцирних безщелепних Поділля в палеозоогеографічному контексті // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2011. – Т. 27. – С.143-156.
4. Новицкая Л.И. Эволюция таксономического разнообразия бесчелюстных позвоночных на родовом и видовом уровнях (Heterostraci: отряды Cyathaspidiformes, Pteraspidiformes) // Палеонтологический журнал. – 2007. – 3. – С. 33-46.
5. Помяновська Г.М., Хижняков А.В. Основні риси закономірностей осадоагромадження та палеогеографія території Волино-Поділля в девонському періоді. В: П.Л. Шульга (ред.) Стратиграфія УРСР. Т.4, Ч.2. – Київ, 1974. – С. 99-120.
6. Чернов Ю.И. Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ. В: Ю.И. Чернов (отв. ред.) Фауногенез и филоценогенез. – Москва, 1984. – С. 5-23.
7. Янин Б.Т. Палеобиогеография. – Москва, 2009. – 256 с.
8. Blicek A. Les Hétérostracés Pteraspidiformes. Systématique, phylogénie, biostratigraphie, biogéographie. Paris, 1984. – 199 p.
9. Blicek A. and Janvier P. Silurian vertebrates. In: M.G. Bassett, P.D. Lane and D. Edwards (eds.) Murchison Symposium: Proceedings of an International Conference on the Silurian System // Special Papers in Palaeontology. – 1991. – 44. – P. 345-389.
10. Halstead L.B. and Turner S. Silurian and Devonian ostracoderms. In: A. Hallam (ed.) Atlas of paleobiogeography. London, 1973. – 531 p.
11. Janvier P. and Blicek A. The Silurian-Devonian agnathan biostratigraphy of the Old Red Continent. In: J.A. Long (ed.) Paleozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography. London, 1993. – P. 67-86.
12. Voichyshyn V. The Early Devonian armoured agnathans of Podolia, Ukraine. Palaeontologia Polonica. – 2011. – 66. – 211 p.

ФАУНА ПАВУКІВ ЛЬВІВСЬКОЇ ОБЛАСТІ: СТАН ВИВЧЕНОСТІ, ІСТОРИЯ ТА ПЕРСПЕКТИВИ ДОСЛІДЖЕНЬ
(FAUNA OF SPIDERS OF THE L'VIVS'KA OBLAST': A POSITION OF STUDIES, HISTORY AND PROSPECTS OF RESEARCHES)

*Гірна А. Я. *, Жукавець Є. М. ***

*Львів, Інститут екології Карпат НАН України

e-mail: ahirna@i.ua

**Мінськ, СТЗОВ «Станлюкс»

e-mail: emzhukovets@mail.ru

Список павуків Львівської області налічує на сьогодні 519 видів. Він складений за опублікованими у літературі відомостями, неопублікованими даними дисертації М. В. Леготай [12], за матеріалами зборів павуків, наданих В. Б. Різуном, а також колекціями павуків авторів.

За кількістю видів павуків Львівська область не поступається Закарпаттю (520 видів – Є. Жукавець: неопубл. дані) і займає провідне місце в Україні. У межах області в Карпатах виявлено 228, на Передкарпатті – 332, на Волино-Поділлі – 452 види. Для останнього регіону найкраще вивченим є заповідник «Розточчя» з прилеглими до нього територіями – 296 видів. Однак, для фауни Волинської височини та рівнин Малого Полісся, що займають північну частину Львівської області, у літературі зазначено лише 2 види з Сокаля, ще 70 виявлено під час дослідження ботанічного заказника «Волицький» (Сокальський р-н) [10].

Історичні події, що відбувалися на території Львівської області, починаючи від другої половини ХІХ століття до наших днів, дозволяють виділити чотири періоди дослідження і вивчення фауни павуків цього регіону України: галицький, польський, радянський та сучасний.

Галицький період охоплює час існування автономії Галичини у складі Австро-Угорської імперії, до її розпаду в 1918 році. Перші списки павуків Галичини опубліковані Л. Вайгілем [29, 30]. Він залучив до збору матеріалу членів Фізіографічної Комісії при Краківському університеті, а опрацювання отриманого матеріалу виконував німецький арахнолог Л. Кох. Описання нових для науки видів, а також загальний список павуків Галичини та Буковини були опубліковані в окремій роботі [21]. Додаткові відомості про павуків Галичини, зокрема й території сучасної Львівщини, містяться у декількох роботах цього періоду [22, 23, 24, 25, 31]. Всього для Львівської області за цей час було зазначено 172 види павуків. Два нових для науки види були описані за матеріалами з Янова (Івано-Франкове). Один із них названий на честь В. Дідушицького (засновника музею ім. Дідушицьких у Львові; сьогодні – Державного природознавчого музею НАН України) – *Sitticus dzieduszyckii* (L.Koch, 1870).

Польський період охоплює 1918-1939 роки, під час яких територія Львівської області входила до складу Польщі. У цей час опублікований каталог Araneae Польщі [26], де для території Розточчя узагальнено відомості з літератури часів галицького періоду. Вивченню павуків Північного Поділля присвячені дві роботи [27, 28]. Від 1934 року аранеофауну Львова та його околиць вивчав С. Пілявський. Його дослідження, перервані Другою світовою війною, тривали в радянський період до 1957 року. Багаті матеріали зборів С. Пілявського були перевезені ним до зоологічного музею Вроцлавського університету. Проби опрацьовані, а результати, що містили відомості про 328 видів павуків, опубліковані вже після смерті дослідника [32].

У радянський період вийшли з друку дві роботи про павуків Передкарпаття [1,14]. Для збору матеріалу на території Львівської та Івано-Франківської областей були задіяні студенти Львівського університету ім. І. Франка. Під час написання статей для видів не були вказані точні місця знахідок. Відтак, 20 видів із цих зборів ще не підтверджені для території Львівської області. Відомості про 45 видів павуків Карпат з Львівської області містяться у рукописі дисертації М. В. Леготай [12, 13]. Під час дослідження оранжерей ботанічних садів Львова виявлено 4 види павуків [19]. У 1989 році у заповіднику Розточчя московським зоологом С. І. Головачем зібрано матеріал про 25 видів павуків. Ці дані опубліковані дещо пізніше [20]. Таким чином, кількість видів для Львівської області, становила 417.

Після здобуття Україною незалежності дослідження з вивчення павуків Львівської області продовжені у заповіднику «Розточчя» [7, 11]. Наведений список для типових ландшафтів Львівщини [18]. Вивчені аранеокомплекси річищ водотоків басейну Верхнього Дністра [8]. Багаторічні дослідження проведені в лісових екосистемах Верхньодністровської рівнини [2, 3, 5] і Городоцько-Комарнівської височини [9]. Вивчалася фауна павуків багатоповерхових будинків м. Львова [15, 16, 17], садово-паркових насаджень [6]. Два види павуків, що мають межу ареалів на території Львівської області, внесено до регіонального списку рідкісних видів тварин [4]. Проведено початковий етап інвентаризації фауни павуків деяких природоохоронних територій Львівської області (НПП «Сколівські Бескиди», ПЗ «Розточчя», ландшафтних заказників «Стариці Дністра» і «Кошів», ботанічного заказника «Волицький», ботанічної пам'ятки природи «Лиса гора і гора Сипуха», лісового заказника «Грядя», зоологічного заказника «Либохорівський», регіональних ландшафтних парків «Знесіння» і «Надсянський») [10].

Незважаючи на багаторічну історію вивчення фауни павуків, значна частина території залишається недослідженою, зокрема рівнини Малого Полісся та Волинська височина. Навіть Поділля, яке на перший погляд вивчене досконало, потребує збору і доопрацювання матеріалу з Вороняків і Равського Розточчя. Фрагментарно досліджені Передкарпаття та Карпати.

Разом із цим, великий проміжок часу, яким охоплені дослідження фауни павуків (від галицького періоду до наших днів) вимагає підтвердження сучасними знахідками тих чи інших видів у типових для них локалітетах, особливо, за відсутності старих колекційних матеріалів.

Ще одним аспектом дослідження фауни павуків є опрацювання наявних колекцій, за якими складені публікації наших попередників, а також критичний аналіз колекцій авторів щодо сумнівних видів для фауни Львівської області та видів, наведених за поодинокими знахідками.

Таким чином, логічним завершенням вивчення фауни певної території є складання списку видів за літературними даними та колекційними матеріалами. Для складання анованого списку павуків Львівської області необхідне розширення площі досліджень і критичне опрацювання наявних колекцій. Це дасть змогу максимально відкорегувати перелік видів і доповнити його новими таксонами.

Література

1. Бублик І. М. До екології павуків (*Aranei*) екосистем Передкарпаття // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. – 1981. – 12.- С. 86-91.
2. Гірна А. Я. Видове різноманіття павуків (*Arachnida, Aranei*) підстилки ясенево-дубових лісів Верхньодністровської рівнини // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2003. – 5. – С. 223-227.

3. Гірна А. Я. Фауна павуків (*Arachnida, Aranei*) ясеневих дібров Верхньодністровської рівнини // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – 2005. – 21. – С. 101-108.
4. Гірна А. Я. Клас Павукоподібні – *Arachnida*. Ряд павуки – *Aranei* // Рідкісні види тварин Львівської області / Башта А.-Т., Канарський Ю.В та ін. – Львів, 2006. – С. 31.
5. Гірна А. Я. Угруповання павуків вторинних екосистем ясеневих дібров Верхньодністровської рівнини // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – 2007. – 23. – С. 101-110.
6. Гірна А. Я. До вивчення різноманіття павуків садово-паркових насаджень м. Львова // Наукові основи збереження біотичної різноманітності: Матер. наук. конф. молодих учених: (1-2 жовт. 2009 р., м. Львів). – Львів, 2009. – С. 108-111.
7. Гірна А. Я. Ряд павуки – *Araneae* // Членистоногі природного заповідника «Розточчя» / Різун В. Б., Геряк Ю. М. та ін. – Львів, 2010. – С. 26-53.
8. Гірна А., Леснік В. Аранеокомплекси річищ водотоків басейну верхнього Дністра // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. – 2002. – 29. – С. 118-126.
9. Гірна А. Я., Леснік В. В. Угруповання павуків грабових дібров Городоцько-Комарнівської височини Передкарпаття // Наук. Вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. біол. – 2010. – 29. – С. 100-110.
10. Гірна А. Я. Початковий етап інвентаризації фауни павуків природоохоронних територій Львівської області // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2010 (2011). – Том 1(8), Вип. 1. – Подано до друку.
11. Гнелица В. А. Попередні дані по фауні павуків заповідника «Розточчя» // Роль охоронюваних природних територій у збереженні біорізноманіття: Матер. конф. – Канів, 1998. – С.167-168.
12. Леготай М. В. Пауки українських Карпат / Дисс. ... канд. биол.н. – Ужгород, 1972. – 310 с.
13. Леготай М.В. Пауки українських Карпат / Автореф. дисс. ... канд. биол. н. – Харьков: Харьковск. ун-т., 1973 – 21 с.
14. Леготай М. В., Тарасюк Г. Д. Экологическое распределение арахнофауны Прикарпатья // Экол. насекомых и др. наземных беспозвоночных Сов. Карпат: Матер. межвузовск. конф. (окт. 1964). – Ужгород: Ужгородск. ун-т, Закарпатск. фил. ВЭО, 1964. – С.54-59.
15. Федоряк М. М. Предварительные данные о распространении *Pholcus alticeps* (*Aranei: Pholcidae*) в Украине и на сопредельных территориях // Фундаментальные аспекты биологии в решении актуальных экологических проблем: Матер. Межд. науч.-практич. конф., посвященной 100-летию со дня рождения К. В. Горбунова, (Астрахань, 10-12 декабря 2008 г.). – Астрахань : ООО «КПЦ «ПолиграфКом», 2008. – С. 243-246.
16. Федоряк М. М., Жуковец Е. М. Примеры интродукции и акклиматизации пауков в урбанизированных экосистемах Украины и Беларуси или проблемы их идентификации // Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов: Мат. Межд. науч.-практич. и X зоологической конф. (Минск, 2009). – Минск: ООО «Мэджик», ИП Вараксин, 2009. – Ч. 2. – С. 178-180.
17. Федоряк М. М., Руденко С. С. О состоянии изученности пауков (*Aranei*) жилых и хозяйственных помещений населенных пунктов Украины // Фальцфейнівські читання. Збірник. наук. праць. – Херсон: ПП Вишемирський, 2009. – С. 383-388.
18. Царик Й., Гірна А. Аранеофауна типових ландшафтів Львівщини // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. – 2000. – 26. – С. 84-90.

19. Чумак П. Я., Пичка В. Е. Видовой состав и трофические связи представителей отряда Aranei в оранжереях Украины // Охрана, изуч. и обогащ. растит. мира. – К., 1982. – 9. – С. 112-114.
20. Esjunin S. L., Golovatch S. I., Penev L. D. The fauna and zoogeography of spiders inhabiting oak forests of the East European Plain (Arachnida: Araneae) // Ber. nat.-med. Verein Innsbruck. – 1993. – 80. – P. 175-249.
21. Koch L. Beiträge zur Kenntniss der Arachnidenfauna Galiziens. – Kraków, 1870. – 56 s.
22. Kulczyński W. Dodatek do fauny pajęczaków Galicyi // Spraw. Kom. Fizyogr. – Kraków, 1876. – T.10. – S. 41-67.
23. Kulczyński W. Przegląd krytyczny pajaków z rodziny Attoidea żyjących w Galicyi // Rozpr. i Spraw. Wydz. matem.-przyr. Akad. Umiej. – Kraków, 1884. – T. 12. – P.136-232.
24. Nowicki M. Zapiski fauniczne // Spraw. Kom. Fizyogr. – Kraków, 1869. – T. 3. – S. 145-152.
25. Nowicki M. Dodatek do fauny pajęczaków Galicyi. // Spraw. Kom. Fizyogr. – Kraków, 1874. – T. 8. – S. 1-11.
26. Petruszewicz K. Katalog der echten Spinnen (Araneae) Polens // Festschrift für Prof Dr. E.Strand – Riga, 1937. – Vol. 3. – S.140-216.
27. Petruszewicz K. Badania pajaków na polnocnej Krawędzi Podola. I. Pisauridae, Lycosidae, Argiopidae // Kosmos. – Ser. A. Rozprawy. – 1938. – Roc.63, zesz.3. – S.317-361.
28. Pilawski S. Badania pajaków na polnocnej Krawędzi Podola. II. Theridiidae, Linyphiidae, Agelenidae // Kosmos. – Ser. A. Rozprawy. – 1938. – Roc.63, zesz.3. – S.261-316.
29. Wajgiel L. Spis pajaków // Spraw. Kom. fizyogr. – Kraków, 1867. – T.1. – S. 138-141.
30. Wajgiel L. Spis pajaków // Spraw. Kom. fizyogr. – Kraków, 1868. – T. 2. – S.153-155.
31. Wajgiel L. Pajęczaki galicyjskie (Arachnoidea Haliciae). Kołomyja, 1874. – 36 s.
32. Wozny M., Chajka M. Pająki (Aranei) Lwowa i jego okolic // Acta Univ. Wratislaviensis – Prace Zool. – 1993 – 26, № 1496. — S. 65-84.

**УГРУПОВАННЯ НОГОХВІСТОК (COLLEMBOLA) ЛУЧНИХ ЦЕНОЗІВ
ЗАПЛАВИ РІКИ ЛАТОРИЦІ (ЗАКАРПАТСЬКА НИЗОВИНА)
(COLLEMBOLA COMMUNITY OF FLOODPLAIN MEADOW CENOSIS OF THE
LATORYCIA RIVER (TRANSCARPATHIAN LOWLAND))**

Гоблик К.М., Капрусь І.Я.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів

e-mail: i-kaprus@mail.ru

Фауна і населення колембол лучних ценозів України досліджені все-ще недостатньо. У літературі можна знайти інформацію про угруповання ногохвісток заплавної мезофітних лук басейну верхнього Дністра [6], урбанізованих варіантів лук м. Львова і м. Кам'янець-Подільського [3, 13], заплавної мезо-гігрофітних лук р. Верещиці [11, 2], окремих ділянок остепнених лук на Кримській яйлі [4], південно-східної частини України [8] та Західного Поділля [1], гігро-мезофітних лук Придніпровської височини [9, 10], а також альпійських і субальпійських лук Українських Карпат [5, 12]. Однак, вона часто носить фрагментарний характер. Спеціальні дослідження колембол лучних екосистем Закарпатської низовини не проводилися.

В 2008 і 2009 роках у заплаві р. Латориці біля м. Чопа були зібрані колемболи у двох групах лучних ценозів: А і Б – варіанти, які не затоплюються річкою під час повеней, В і Г – перебувають у режимі періодичного затоплення (таблиця). У кожному ценозі було відібрано по 10 ґрунтових проб об'ємом 500 см³ (10x10x5 см). Лабораторне опрацювання зібраних ґрунтових проб відбувалося відповідно до стандартних методик ґрунтово-зоологічних досліджень [7]. Структуру домінування вивчених угруповань ногохвісток визначали за підходом Штекера-Бергмана [14]. Рівні і типи різноманіття визначали за Р. Уїттекером [15]. Домінантними видами вважали ті колемболи, які домінували хоча б в одному із чотирьох досліджених ценотичних угруповань.

Таблиця. Видовий склад і відносна чисельність колембол (у % від загальної щільності угруповання) в лучних ценозах заплави ріки Латориці

Рід і вид	Незатоплювані ценози		Затоплювані ценози	
	А (2008)	Б (2009)	В (2008)	Г (2009)
1	2	3	4	5
<i>Hypogastrura</i> sp.	1,3	-	-	-
<i>Schoettella uniuiculata</i> (Tullberg, 1869)	-	0,2	-	-
<i>Brachystomella parvula</i> (Schäffer, 1896)	2,6	17,6	-	
<i>Pseudachorutes pratensis</i> Rusek, 1973	-	0,2	-	0,3
<i>Friesea truncata</i> Cassagnau, 1958	-	0,4	-	4,6
<i>Friesea afurcata</i> Denis, 1927	-	-	-	0,3
<i>Pratanurida cassagnau</i> Rusek, 1973	-	-	0,9	-
<i>Anurida tullbergi</i> Schött, 1891	-	-	-	0,3
<i>Protaphorura cancellata</i> (Gisin, 1956)	-	-	-	0,2
<i>Protaphorura sakatoi</i> (Yosii, 1966)	18,1	-	1,7	-
<i>Protaphorura subarmata</i> (Gisin, 1957)	-	0,2	-	-
<i>Doutnacia xerophila</i> Rusek, 1974	-	-	3,5	-
<i>Mesaphorura hylophila</i> Rusek, 1982	1,9	-	1,7	-
<i>Mesaphorura critica</i> Ellis, 1976	-	0,8	-	-

Закінчення таблиці

1	2	3	4	5
<i>Mesaphorura florum</i> Simon et al., 1994	10,3	0,4	2,6	6,5
<i>Mesaphorura macrochaeta</i> Rusek, 1976	-	0,8	7,0	-
<i>Tetracantella pericarpatica</i> Kaprus' et Tsalan, 2009	-	-	1,7	-
<i>Folsomia candida</i> Willem, 1902	-	5,1	-	-
<i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg, 1871)	-	-	27,8	-
<i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer, 1896)	26,5	12,2	13	-
<i>Isotomiella minor</i> (Schäffer, 1895)	1,3	0,2	9,6	-
<i>Isotoma anglicana</i> (Lubbock, 1873)	-	14,7	7,8	-
<i>Cryptopygus orientalis</i> Stach, 1947	-	0,2	-	-
<i>Cryptopygus thermophilus</i> (Axelson, 1900)	2,6	-	-	0,2
<i>Proisotoma minuta</i> (Tullberg, 1871)	0,6	-	0,9	13,9
<i>Isotomodes productus</i> (Axelson, 1906)	-	0,6	-	-
<i>Isotomurus palustris</i> (Müller, 1776)	-	-	-	2,9
<i>Pogonognathellus flavescens</i> (Tullberg, 1871)	-	0,2	-	-
<i>Orchesella cincta</i> (Linnaeus, 1758)	-	2,3	-	-
<i>Orchesella multifasciata</i> Scherbakow, 1898	1,9	-	-	-
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i> Tullberg, 1871	5,8	9,5	-	-
<i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius, 1775)	-	2,1	-	-
<i>Lepidocyrtus paradoxus</i> Usel, 1890	-	1,5	-	-
<i>Pseudosinella alba</i> (Packard, 1873)	-	0,4	0,9	-
<i>Megalothorax minimus</i> Willem, 1900	1,3	-	6,1	-
<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer, 1898)	17,4	22,9	1,7	64,6
<i>Sminthurides parvulus</i> (Krausbauer, 1898)	1,3	-	0,9	-
<i>Sminthurides schoetti</i> (Axelson, 1903)	4,5	-	7,0	-
<i>Sminthurinus aureus</i> (Lubbock, 1862)	-	0,6	-	2,7
<i>Sminthurinus elegans</i> (Fitch, 1863)	-	6,5	-	2,5
<i>Ptenotrix</i> sp.	-	-	-	0,2
<i>Caprainea marginata</i> (Fitch, 1863)	-	-	5,2	-
<i>Smithurus multipunctatus</i> Schäffer, 1897	2,6	-	-	-
<i>Bourletiella arvalis</i> (Fitch, 1863)	-	-	-	0,7
<i>Deuterosminthurus pallipes</i> (Bourlet, 1842)	-	0,4	-	-
Всього	100	100	100	100

Примітка. Домінантні види колембол виділені напівжирним шрифтом.

За матеріалами проведених досліджень виявлено всього 45 видів колембол, що належать до 32 родів. Причому, у незатоплюваних лучних ценозах виявлено сумарно 32 види, а в періодично затоплюваних – 29. Розподіл видів по досліджених біотопах наведено у таблиці. В лучних ценозах, які не затоплюються, в одній ґрунтовій пробі (точкове α -різноманіття) у середньому зафіксовано 9,6 видів. Натомість, у затоплюваних варіантах лук на рівні точкового α -різноманіття виявлено в середньому 5,9 видів колембол. Діапазон варіювання цього показника у першій групі лучних ценозів від 3 до 13, а в другій – від 1 до 11 видів. Найбільша відмінність внутрішньоценотичних мікрогруповань ногохвісток (внутрішнє β -різноманіття) відмічена в умовах лучних ценозів, які перебувають у режимі затоплювання, порівняно із варіантами, що не затоплюються (5,9 проти 3,7).

Характерною особливістю досліджених лучних комплексів колембол є відносно низький рівень сумарної щільності угруповань колембол (0,2-11,7 тис. ос./м²). Причому середній рівень цього показника є в 1,3 рази нижчим на луках, що не зазнають впливу затоплення, порівняно із варіантами, які періодично затоплюються.

У досліджених ценозах до кола потенційних домінантів або так званих “масових форм” (еудомінанти+домінанти+субдомінанти) входить загалом 18 видів колембол, що складає близько 40 % дослідженої лучної фауни ногохвісток заплави р. Латориці (таблиця). В конкретних ценотичних угрупованнях виявлено від 4 до 9 домінантних видів. Лише у 2009 році в умовах луки, що заливається, відмічено один еудомінантний вид *Sphaeridia pumilis*. У досліджених таксоценозах присутні також від 1 до 5 домінантів і від 2 до 7 субдомінантів.

В досліджених ценозах не виявлено жодного виду колембол, який би домінував відразу в усіх чотирьох варіантах лук (таблиця). Два домінантних види переважали за чисельністю відразу у трьох ценозах, чотири – у двох і 12 – лише в одному. Тобто, для більшості домінантів є характерною висока ценотична вибірковість, яка посилює просторову і часову диференціацію синекологічної структури досліджених угруповань.

На частку рідкісних (рецентних і субрецентних) видів належить всього 10,3-17,4 % чисельності ценотичного угруповання. Хоча в окремих едафотобах заплави р. Латориці їх було від 10 до 17 форм або 50,0–71,4 % ценотичного різноманіття цієї групи безхребетних тварин. Найвищий рівень “концентрації домінування” виявлено в лише у ценозі Г, де на 4 масових види належить близько 90 % чисельності всього угруповання.

Незважаючи на те, що серед кола домінантів є представники десяти родин ногохвісток (таблиця), найчастіше переважають за чисельністю види *Isotomidae* (всього 6), і *Tullbergiidae* (3). Характерною особливістю досліджених таксоценів колембол є присутність у їх складі чотирьох гігрофільних форм з родів *Sminthurides*, *Isotomurus* і *Caprainea* та домінування у двох ценозах *Sminthurides schoetti*. Крім того, у складі угруповання В виявлено рідкісний вид з роду *Tetracantella*, представники якого надають, загалом, перевагу сухим мікрооселищам у гірських регіонах.

Таким чином, досліджена фауна колембол лучних ценозів Закарпатської рівнини є різноманітною і має у своєму складі деякі специфічні таксони, які відображають особливості екологічного режиму едафотопів. Незважаючи на деяку подібність фауністичного складу, окремі ценотичні угруповання ногохвісток є достатньо диференційованими за показниками загального видового багатства і чисельності населення, показників α - і β -різноманіття, а також за структурою домінування і якісним складом домінантів.

Література

1. 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.
2. Капрусь, І.Я. Ногохвістки (*Collembola*) Волино-Подолья // Экология и фауна беспозвоночных Западного Волино-Подолья. – Киев: Наукова думка, 2003. – С. 100-172.
3. Капрусь, І.Я. Ногохвістки (*Collembola*) м. Кам'янець-Подільський // Біорізноманіття Кам'янця-Подільського. Попередній критичний інвентаризаційний конспект рослин, грибів і тварин / Ред. О.О. Кагало, М.В. Шевера, А.А. Ліванець – Львів: Ліга-Прес, 2004. – С. 135-138.
4. Капрусь, І.Я., Поморски Р.Я., Скаржынски Д., Потапов М.Б. Ногохвістки (*Collembola*) Крима // Зоологический журнал. – 2005. – 85, 9. – С. 1076-1085.
5. Капрусь, І.Я. Висотна диференціація таксономічного розмаїття колембол у гірських регіонах України // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2010. – 1(8), 1. - С. 101-115.

6. Козловський М., Капрусь І., Рот М. Антропогенні зміни ґрунтових безхребетних у заплавах лісових екосистемах басейну Верхнього Дністра // Дослідження басейнової екосистеми Верхнього Дністра. Збірник наукових праць. – Львів, 2000. – С. 123-138.
7. Методы почвенно-зоологических исследований / Под общ. ред. М. С. Гилярова. – М.: Наука, 1975. – 277 с.
8. Старостенко О.В. Колемболи (Collembola, Entognatha) заповідних територій південного сходу України: фауна та екологія: автореф. дисс. ... к-та біол. наук: спец. 03.00.08 “Зоологія” – К., 2004. – 22с.
9. Таращук М.В. Биотопические фаунокомплексы ногохвосток (Collembola, Entognatha) основных лесостепных ландшафтов / Ред. ж. Вестник зоологии НАН Украины. – Киев, 1994. – 54 с. – Деп. ВИНТИ, № 1972, В 94.
10. Таращук М.В. О биотопическом распределении ногохвосток (Collembola, Entognatha) в основных ландшафтах лесостепи Приднепровской возвышенности. Сообщение 1 / М.В. Таращук // Вестник зоологии. – 1995. – № 4. – С. 29-37.
11. Kaprus' I.J. The fauna of springtails (*Collembola*) from selected habitats in Roztocze // Fragmenta faunistica. – 1998. – 41, 3. P. 15-28.
12. Nosek, J., Vysotskaya S.O. The investigation on the Apterygota from nests of small mammals in the east Carpathians (Ukrainian SSR) // Biologické Práce. – 1973. – 19, № 5. – P. 5-75.
13. Shrubovych J.J. The fauna of springtails (*Collembola*) in Lviv City // Vestnik zoologii. – 2002. – 36, 2. – P. 63-67.
14. Stöcker G., A. Bergmann. Ein Modell der Dominanzstruktur und seine Anwendung. 1. Modellbildung. Modellrealisierung, Dominanzklassen // Arch. Naturschutz. u. Landschaftsforschung. – 1977. – 17, 1. – S. 1-26.
15. Whittaker R. H. Evolution and measurement of species diversity // Tarpon. – 1972. – 21. – P. 213-251.

**ХОРОЛОГІЯ ТА ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ РІЗНОМАНІТНОСТІ
ОДНОДЕНОК (Ephemeroptera) ТА ВЕСНЯНОК (Plecoptera) ГІРСЬКИХ
СИСТЕМ УКРАЇНИ**

**(CHOROLOGY AND SPECIFIC FEATURES OF MAYFLY
(Ephemeroptera) AND STONEFLY (Plecoptera) DIVERSITY OF
THE MOUNTAIN SYSTEMS OF UKRAINE)**

Годунько Р.Й.¹, Прокопов Г.А.², Дяків Х.І.³

¹Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
Інститут ентомології АН Чеської республіки, м. Ческе Будейовіце
e-mail: godunko@seznam.cz

²Таврійський національний університет ім. В.І. Вернадського,
м. Сімферополь, e-mail: Pleso@i.ua

³Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
e-mail: khdyakiv@gmail.com

Поширення амфібіотичних комах обумовлене множинними факторами. На ділянці річкового русла, що має неоднорідну структуру річища і багатокомпонентний поперечний профіль, на різних висотах формуються мікростації, придатні для існування певних таксонів Ephemeroptera. З огляду на це, важливого значення набувають дослідження спрямовані на вивчення особливостей поздовжнього та поперечного розподілу біоти.

Отримані результати засвідчують, що суттєвих відмінностей у фауні амфібіотичних комах річкових екосистем південного та північного макросхилів Українських Карпат не спостерігається. Як зазначалось раніше [9], гірські хребти не є суттєвою перешкодою для розселення водних комах ритрального комплексу, що мають крилату стадію (підхоплені вітром запліднені імаго самок можуть переноситись на значні відстані через гірські хребти). У таксонів, що тісно пов'язані з водним середовищем і не мають крилатих особин, межі ареалів часто проходять по гірських хребтах. Подібна ситуація спостерігається з деякими стенобіонтними таксонами Ephemeroptera та Trichoptera, що переважають у рівнинних та передгірних частинах рік, і для яких гірські хребти є кордонами їх ареалів. Такий тип розповсюдження описаний, наприклад, для деяких видів *Heptagenia* [7, 8]. Вагомішою перешкодою при поширенні одноденок є великі рівнини.

Аналіз висотного розподілу одноденок гірських систем України засвідчив, що максимальна кількість видів приурочена до діапазону висот 300-800 м н. р. м. До реофільних таксонів, нижня межа поширення яких обмежена 400-750 м н. р. м., в Українських Карпатах відносяться представники роду *Ameletus* та *Epeorus* (100% видового складу), *Rhithrogena* (біля 70%), *Ecdyonurus* (80%); у Криму *Baetis*, *Electrogena* і *Ecdyonurus* (100%). До високогір'я Українських Карпат приурочені *Ameletus inopinatus*, *Baetis alpinus*, *B. melanonyx*, *R. alpestris*, *R. gorganica*, *E. sylvicola*, *E. rizuni*, *E. carpathicus carpathicus*, *E. austriacus nataliae*, *E. nigrescens*, *E. subalpinus*. Показники діапазонів висот, у межах яких трапляються одноденки у водотоках Українських Карпат і Кримських гір значно змінюються: *B. alpinus* (у Карпатах до 1800 м н.р.м.), *B. rhodani rhodani* – до 900 в Українських Карпатах і *B. rhodani tauricus* до 600 в Кримських горах; в Українських Карпатах верхня межа: *B. vernus* (1000), *R. alpestris* (950), *R. gorganica* (1350), *R. iridina* (1100), *R. loyolaea* (950), *R. semicolorata* (1100), *E. nigrescens* (1450), *E. rizuni* (950), *E. venosus* (1150), *Caenis macrura* – 800 в Карпатах (Крим – до 300). В Криму *B. milani* та *E. braaschi* піднімаються до 800 м н.р.м.

Перша спроба зоогеографічного аналізу рядів Ephemeroptera на теренах Українських Карпат належить Й. Мікульському [33]. Зоогеографічний аналіз Європейської фауни амфібіотичних комах у різні роки опублікували [25, 26, 27, 29]. Особливості поширення та походження центральноєвропейської фауни одноденок вивчали В. Ланда та Т. Солдан [30, 31]. Для Польських Карпат подібні дослідження проводив Р. Сова [37]. Зоогеографічні особливості амфібіотичних комах Криму досліджувались [2, 19].

Групу голарктичних видів у фауні гірських систем України формують *Siphonurus alternatus*, *Centroptilum luteolum*, *Cloeon dipterum*, *Leptophlebia marginata* та *Ephemerella notata*. Як зазначають В. Ланда та Т. Солдан [31], *C. dipterum* та *C. luteolum* – види з широкою екологічною валентністю, для яких антропогенний фактор має другорядний вплив на формування ареалів. За даними Ж. Ілліеса [26] *C. dipterum* поширений у межах всіх гірських систем Європи. *L. marginata* через Сибір поширена по всій Європі, де по Альпах та Південних Карпатах проходить південний кордон ареалу. *Serratella ignita* відома з Далекого Сходу, звідки описана як *E. sibirica*.

До палеарктичних (транспалеарктичних) видів відносяться *S. lacustris*, *B. fuscatus*, *B. rhodani*, *B. vernus*, *C. pennulatum*, *C. simile*, *Procloeon bifidum*, *P. tricolor*, *H. flava*, *H. sulphurea*, *P. cincta*, *C. horaria*, *C. macrura*, *C. pseudorivulorum*, *C. rivulorum*, *C. robusta*, *S. ignita*, *Ephemerella lineata*, *E. vulgata*, *Ephoron virgo*, *Potamanthus luteus*. Більшість видів групи поширені від Приморського краю та Камчатки, через Сибір та Урал, до континентальної Європи, Британських островів та Північної Африки. До цієї групи відносимо також види *E. mucronata* та *H. fuscogrisea*.

Група євразійських видів у фауні Українських Карпат не представлена жодним видом. Описаний з Кримських гір вид *B. braaschi* входить до цієї групи, і відомий під синонімічною назвою *B. stipposus* з Північного Кавказу, південних схилів Великого Кавказького хребта, Грузії, Вірменії (можливо також поширений на плато Кара в Туреччині та Понтійських горах), Копет-Дагу та Тянь-Шаня (Центральна Азія). Вид знайдено протягом останніх трьох років на чисельних локалітетах у Донецькій, Луганській, Запорізькій та Харківській областях [12] (Мартинів, *усне повідомлення*).

Європейські види – *B. muticus*, *B. scambus*, *B. niger*, *H. fusca*, *Paraleptophlebia submarginata*, *E. danica*. З цієї групи виключено кілька видів, поширення яких, на думку деяких авторів, обмежене гідроекосистемами Європи. До них відносяться *C. simile* та *P. bifidum*, що вказуються як палеарктичні види. У роботі Р. Сова [37] *P. bifidum* віднесено до групи південно-центральноєвропейських видів, а *C. simile* – до групи північно-центральноєвропейських.

Північно-центральноєвропейські види у фауні Українських Карпат представлені *S. armatus*, *A. inopinatus*, *Habrophlebia lauta* та *L. vespertina*. *A. inopinatus* широко розповсюджений в межах гірських систем Центральної та Західної Європи, де проходить кордон ареалу. У Криму виявлено вид *B. digitatus*, що належить до цієї групи.

До групи південно-центральноєвропейських видів у фауні гірських систем України належать *B. buceratus*, *B. vardarensis*, *Oligoneuriella rhenana*, *Epeorus sylvicola*, *R. alpestris*, *R. iridina*, *R. loyolaea*, *R. savoiensis*, *R. semicolorata*, *E. aurantiacus*, *E. dispar*, *E. forcipula*, *E. insignis*, *E. venosus*, *E. lateralis*, *H. coeruleans*, *Choroterpes picteti*, *Habroleptoides confusa*, *Torleya major*.

Центральноєвропейські види, що поширені також на території ФРН, Австрії, Чеської Республіки, Польщі та Угорщини у фауні гірських систем України представлені *B. alpinus*, *B. melanonyx*, *B. rhodani*, *C. pulchrum*, *R. carpatoalpina*, *R. germanica*, *R. gorganica*, *R. puytoraci*, *E. austriacus*, *E. carpathicus carpathicus*, *E. starmachi*, *E. subalpinus*, *E. submontanus*, *E. torrentis*, *Electrogena affinis*,

E. quadrilineata, *E. ujhelyii*. Більшість цих видів поширена по всій території Українських Карпат.

Основу фауни одноденок гірських систем України складають бореальні елементи (від 40 до 65% від загальної кількості видів) з переважанням середземноморських таксонів (до 26% від загальної кількості видів). Види з великими ареалами становлять до 34%. Ореотундральні види представлені максимально 2,6% від загальної кількості видів (найвищий показник в Українських Карпатах), ендемічні види – від 5,26% до 20%.

Таким чином, гірську фауну одноденок України формують, в основному, види поширені в межах континентальної Європи. Їх відсоток складає від 64,5% до 80% від загальної кількості видів. Євразійські таксони не представлені у фауні Українських Карпат, проте для Кримських гір вказано – *B. braaschi*, що, без сумніву, належить до цієї групи. Значно збільшився список видів, які мають палеарктичне поширення, що обумовлено кращою вивченістю ареалів видів у останні роки.

Наведені дані засвідчують, що по північному краю Польських та Українських Карпат, Кримських гір та передгір'ї обох гірських систем України проходять кордони ареалів багатьох європейських видів. Передовсім це таксони, що складають характерний компонент монтанних екосистем Центральної Європи, а саме: деякі види роду *Baetis* (наприклад група *lutheri*), усі карпатські види родів *Ameletus*, *Epeorus*, *Rhithrogena* (за виключенням деяких *Ecdyonurus*), види *E. quadrilineata* та *E. ujhelyii*, види родів *Choroterpes*, *Habroleptoides*, *Torleya*. По території північно-східних Карпат пролягає північна межа ареалу видів *Baetis* gr. *alpinus* (два види цієї групи поширені на території України тільки у водотоках Карпат). Значний інтерес становлять дослідження розповсюдження у Карпатському регіоні видів *Ecdyonurus* gr. *helveticus*, проте, узагальнити біогеографічні дані буде можливо тільки після детальних таксономічних досліджень.

Зоогеографічні особливості карпатської фауни веснянок досліджувались Л. А. Жильцовою [4]. Класифікація автора опирається на більш ранній поділ Й. Раушера [34, 35] і включає наступні категорії:

(1) Європейсько-сибірські види – наприклад, *Taeniopteryx nebulosa*, *Nemoura cinerea*, *Nemurella pictetii*, *Leuctra fusca*, *L. hippopus*, *Isogenus nubecula*, *Isoperla grammatica*.

(2) Європейські (циркумєвропейські) види – наприклад, *Amphinemura sulcicollis*, *A. triangularis*, *Dinocras cephalotes*, *Protonemura intricata*, *P. nitida*, *P. hrabei*, *P. intricata*, *P. lateralis*, *P. auberti*, *L. autumnallis*, *L. braueri*, *L. major*, *L. mortoni*, *L. albida*, *L. prima*, *L. pseudosignifera*, *N. mortoni*, *N. fulviceps*, *N. marginata*, *Siphonoperla neglecta*, *Brachyptera trifasciata*, *B. braueri*, *B. seticornis*, *T. hubaulti*, *Rhabdiopteryx neglecta*, *Capnia bifrons*, *C. nigra*, *I. oxylepis*, *Perla abdominalis*, *P. marginata* (поширені у всій Європі південніше межі максимального зледеніння і не трапляються на Британських островах).

(3) Європейсько-британські види – наприклад, *P. praecox*, *P. montana*, *L. moselyi*, *L. inermis*, *B. monilicornis*, *B. putata*, *S. torrentium*, *Chloroperla tripunctata*, *Perlodes microcephalus*, *P. bipunctata*, *N. cambrica*, *C. vidua*, (поширені у Європі південніше межі максимального зледеніння та Британських островах).

(4) Борео-альпійські види – наприклад, *Arcynopteryx compacta*, *L. digitata*.

(5) Альпійсько-карпатські види – наприклад, *P. brevistyla*, *L. armata*, *L. rosinae*, *L. signifera*, *I. rivulorum* (поширені в обох гірських системах).

R. alpina, який раніше Л.А. Жильцова відносила до цієї групи видів, насправді поширений лише в Альпах. Усі попередні вказівки виду з Карпатах відносяться до недавно описаного альпійсько-карпатського виду *R. harperi* [38].

(6) Західно-європейські види – тільки *Oemopteryx loewii*. Група об'єднує переважно рівнинні європейські види з більш-менш вираженим розривом ареалів у Середній Європі. За даними Л. А. Жильцової [5] групу утворюють види, що в дольодовиковий період заселяли великі ріки Західної Європи. При наступі льодовика вони відсунулись на захід та схід у рівнинні райони. У післяльодовиковий період західно- та східно-європейські види залишились у західних та східних рефугіумах, або повернулись на середньоєвропейські рівнини, використовуючи в якості міграційних шляхів басейни Дунаю та Рейну.

(7) Ендеміки Карпат – *N. carpathica*, *N. fusca* та *L. carpathica*. Крім ендемічних карпатських видів, на дослідженій території поширено ще два таксони відомі з сусідніх гірських систем: *I. sudetica*, який можна умовно позначити як карпато-судетський ендемік, та *I. buresi* – балкано-карпатський вид.

Серед досліджених таксонів на території Українських Карпат виразно переважають європейські види, що загалом становлять більше 30% регіональної фауни. Проте, на противагу Кавказу, Альпам чи Кримським горам, ендемізм Карпатської фауни виражений досить слабо (всього 2,77%).

За характером поширення у фауні веснянок Кримських гір можемо виділити наступні групи [6]: (1) транспалеарктичні види – *N. cinerea*, *C. nigra*; (2) європейські види – *B. braueri*, *C. bifrons*; (3) кримсько-кавказькі види: *A. senilis*; (4) кримсько-передньоазійські види – *N. taurica*; (5) ендеміки Криму – *L. crimeana* і, можливо, *Isoperla* sp. та *S. taurica*. Вказівки останнього виду з декількох точок у Центральній Європі нам видаються сумнівними. Як показує аналіз географічного поширення кримських видів, у фауні гірського Криму представлені як широко розповсюджені види (транспалеарктичні і європейські), так і види з обмеженими ареалами, спільні для Кавказу та Передньої Азії. Один вид, *L. crimeana*, безсумнівно, є ендеміком півострову.

Аналіз власних експериментальних даних, та критичний перегляд літератури засвідчує, що формування сучасної фауни амфібіотичних комах гірських систем України пов'язане, безумовно, з впливами останніх зледенінь, і особливо Плейстоценового льодовика.

Більшість центральноєвропейських видів одноденок і веснянок поширені південніше відомих меж останнього льодовика (Würm, 20-18 тисяч років тому). Проте, лише деякі види переходять ці межі на північ до Феноскандії та Британських островів [27]. Очевидно, що більшість сучасних видів амфібіотів досліджених рядів траплялись у гірських системах Сходу Європи вже у плейстоценовому періоді. Однак, враховуючи суворі кліматичні умови під час останнього зледеніння, через які прісноводні безхребетні зазнали відчутних змін, вслід за Т. Солданом та співавторами [36], вважаємо, що дискусія щодо кількості видів, які пережили цей період залишається відкритою.

Рядом досліджень відзначено, що значна частина видів які тепер поширені у Центральній та Західній Європі, у дольодовиковий період заселяли великі європейські ріки. При наступі льодовика вони мігрували на захід та схід у рівнинні райони, а пізніше, у післяльодовиковий період, заселили середньоєвропейські рівнини або залишились у східних та західних рефугіумах [34, 35].

Найбільш ймовірно, що саме евритермічні види толерантні до коливання температур пережили плейстоценовий період у деяких рефугіумах. Гірські системи України відігравали у цьому процесі важливу роль. Достеменно відомо, що протягом останнього зледеніння високогірні частини Українських Карпат та Кримські гори були позбавлені зледеніння, а їх річкова сітка була добре розвинутою. Х. Маліцкі [32] виділив особливий тип рефугіуму – дінодаль, для позначення вертикальної зони переважно гірських потоків. Протягом зледеніння ці потоки не замерзали до дна та не

пересихали, таким чином, слугуючи рефугіями та фауністичними центрами водних комах. Гідрологічні умови, очевидно, відповідали епіритралям або креналіям, що обумовило вибірковість груп водних комах, які могли в них вижити. Це ще раз підтверджує раніше висловлені припущення щодо майже тотального знищення передльодовикової фауни одноденок та веснянок [36].

До великих рефугіумів, що відіграли ключову роль у формуванні сучасної фауни амфібіотичних комах всієї Європи, належали ті, що знаходились у Карпатах та Понтійському субрегіоні [25]. У післяльодовиковій колонізації водотоків Карпатського регіону, та процесі генезису сучасної фауни амфібіотичних комах Українських Карпат можемо виділити кілька етапів, кожен з яких характеризується особливим складом фауністичних елементів.

(1) Міграція передльодовикової фауни (північних елементів) на південь і відхід з льодовикових площ, з пізнішим поверненням у колишні локалітети. Групу складають голарктичні та північно-центральноєвропейські види, наприклад *S. alternatus*, *S. armatus*, *A. inopinatus*, *C. dipterum*, *C. luteolum*, *H. fuscogrisea*, *L. vespertina* та *Diura bicaudata*, ареали яких протягом останнього льодовикового періоду могли мати розірваний характер.

(2) Міграція гірських видів з Альпійського рефугіуму, що, очевидно, одні з перших колонізували частину Карпатської системи, яка знаходилась під впливом льодовикових мас. Цей тип поширення розглянуто також у роботі [25], у якій виділено два шляхи: AW – для видів, що перш за все колонізували водотоки Західної Європи (наприклад, *R. iridina*), та АО – для видів, які розселились безпосередньо з Австрійських Альп на прилеглі території Карпат та рівнини (наприклад, *R. carpatoalpina* та ряд інших видів групи *semicolorata*). Згідно деяких авторів [34, 35] біогеографічний центр Альп грав велику роль у формуванні сучасної фауни веснянок (наприклад, *L. braueri*, *L. autumnalis*, *P. auberti*).

(3) Міграція з Карпатського рефугіуму мала для центральноєвропейської фауни амфібіотичних комах формотворче значення. До групи можуть бути віднесені деякі види групи *venosus* роду *Ecdyonurus*. А. Хайбах [25], позначивши даний тип післяльодовикового розселення як К-шлях, до групи зараховує *E. torrentis*, *E. submontanus* і *E. subalpinus*. Наші дослідження хорології виду *E. subalpinus* [24] підтвердили це припущення. Не виключено, що сюди можна віднести також деякі види роду *Electrogena* та *T. major*, проте, це питання потребує подальшого вивчення.

(4) Міграції з Понтійського рефугіуму та проникнення видів зі сходу (включно з сибірськими та євразійськими елементами). Даний тип міграцій був притаманний потамофільній фауні великих рівнинних рік. У роботі [25] розглядається значення Понто-каспійського рефугіуму – крупнішого біогеографічного центру, що мав вплив на формування як Європейської фауни амфібіотичних комах (через розселення біоти по басейнах Дунаю, Дністра, Південного Бугу та Дніпра), так і для Феноскандії (через розселення долиною Волги). Даний тип міграції, очевидно, був притаманний також окремим видам передльодовикової фауни, що реколонізували Карпатські водотоки при відступі льодовика. Виділені А. Хайбахом [25] східноєвропейські шляхи міграцій (O2 і O3) використані, очевидно, видами *S. armatus*, *B. buceratus*, *E. affinis*, *E. notata*, *C. macrura*, *C. robusta* і *C. pseudorivulorum*. Даний тип міграції дуже важливий для формування центральноєвропейської фауни веснянок, особливо у басейнах Дунаю та Одери (наприклад, *L. armata*, *B. putata*, *P. brevistyla*) [34, 35].

(5) Міграції південноєвропейських таксонів, на думку деяких авторів [39] відіграли важливу роль у формуванні гірської фауни. Сюди належать види, що походять з Піреней та таксони, що проникли з Понто-каспійського та Балканського рефугіумів. Значну частку групи формують види з власне середземноморським

походженням (наприклад, *C. picteti*, *E. aurantiacus*, *E. dispar*, *E. insignis*, *B. vardarensis*, *O. rhenana*, *C. pseudorivulorum* деякі види групи *helveticus* роду *Ecdyonurus*).

Слід зауважити, що у випадку деяких таксонів (наприклад, *B. alpinus*, *B. lutheri*, *R. germanica*, *R. loyolaea*, *R. savoienensis*, *R. semicolorata*), на даному етапі досліджень, важко встановити їх походження, проте, воно однозначно лімітується або Карпатським або Альпійським рефугіумом [28].

Й. Раушер [34, 35] в особливу групу виділяє види веснянок, які поступово адаптувались до плейстоценових температурних змін. За даними автора, групу складають передльодовикові релікти, що населяли гірські регіони протягом тепліших періодів та мігрували у нижні широти під час зледеніння (різновид першого типу міграцій виділеного вище). У так званих «термальних рефугіумах» ці види пережили льодовиковий період. На сучасному етапі, в межах континентальної Європи, усі ці види поширені південніше максимальної мажі зледеніння (наприклад, *P. praecox*, *P. montana* та *L. inermis*).

Протягом плейстоцену відбувалось активне видоутворення в межах представлених груп амфібіотичних комах. Його ефекти чітко простежуються на прикладі окремих представників роду *Rhithrogena* у Західних та Східних Карпатах (*R. iridina* – *R. picteti*, *R. circumtatica*, *R. corcontica*, наявність двох морфологічних форм у *R. loyolaea*). Згідно [34], диференціація передгірних та гірських популяцій деяких веснянок відбулась дуже пізно, і такі види є споріднені (*L. teriolensis* (гірський вид) та *L. inermis* (передгірний)).

Походження карпатських ендеміків ряду Ephemeroptera, таких як *R. gorganica*, *R. witoshensis*, *E. austriacus nataliae*, *E. nigrescens*, *E. rizuni* і *E. carpathicus carpathicus*, до кінця не з'ясоване. Можемо припустити, що дана група, можливо, є нащадком автохтонної третинної фауни, а процес видоутворення протікав активно протягом останнього льодовикового періоду або навіть у післяльодовиковий період.

Питанням формування прісноводної фауни Кримського півострову присвячений ряд наукових праць, з яких особливо слід зазначити роботи Я. Я. Цееба [22] і В. В. Поліщука [14]. Пізніше здійснено спробу виділити основні історичні етапи формування кримської гідрофауни [18]. Однак констатуємо, що питання фауногенезу амфібіотичних комах висвітлені далеко неповно. У зв'язку з появою нового фактичного матеріалу, у даній роботі ми намагались з'ясувати особливості розподілу елементів прісноводної фауни Криму передовсім з позицій сучасних уявлень про геологічну історію півострову.

Історія формування прісноводної фауни Криму хоча і пов'язана з історією формування сухопутної, але має свої особливості. Відповідно до припущення Я. Я. Цееба найдревніші елементи сучасної гідрофауни сформувалися наприкінці палеоцену. В. В. Поліщук [14] відсуває цей час до пліоцену. Це припущення є науково-обґрунтованим, однак, у групу варто віднести не більшу частину сучасних ендеміків, а лише ті таксони, котрі могли пережити несприятливі умови, і належать до найдревніших груп. Серед амфібіотичних комах такі види відсутні. До групи, очевидно слід зарахувати лише ракоподібних стенобіонтних мешканців кримських печер (наприклад, *Niphargus vadimi* Birstein, 1961 і *N. dimorphus* Birstein, 1961 і інші).

Наступні етапи формування кримської гідрофауни сучасного типу варто віднести до четвертинного періоду – плейстоцену і голоцену. До цього часу вже були сформовані основні групи прісноводних організмів [10, 21, 23].

У період В'юрмського заледеніння (20-18 тис. років тому) спостерігалася значна океанська регресія (до -100 м щодо сучасного рівня), що забезпечила можливість зв'язку рік Криму з басейнами Прадніпра і Палеодону. Оскільки клімат того періоду відрізнявся значним похолоданням, у ріках формувалася холодноводна оксифільна

фауна. В міру потеплення, рівень океану почав підвищуватися, і кримські ріки опинились в ізоляції. Підвищення температури призвело до екологічних змін у популяціях оксифільних представників фауни, що були змушені заселити верхів'я рік (В. В. Поліщук пов'язував таке переміщення організмів зі значною середньоголоценовою трансгресією, що не цілком підтверджується палеонтологічними даними). Видається можливим, що видоутворення на території півострову, і в монтанних екосистемах зокрема, активно пробігало протягом останніх 10000 років – час цілком достатній для утворення нового виду, але недостатній для формування таксонів надвидового рангу. Це пояснює відсутність ендемічних родів серед одноденок, та веснянок, і відносно різноманітність ендемічних видів, що відносяться до цієї групи (наприклад, *L. crimeana*, *B. rhodani tauricus*, *B. milani*, *E. solus*, *E. braaschi*). Подібна закономірність виявлена і для волохокрильців – *Plectrocnemia intermedia*, *Synagapetus ajpetriensis*, *Silo alupkensis*, *Apatania irinae*.

Велика частина ендемічних видів є літореофільними психрофілами і приурочена до ділянок гіпокреналі-епіритралі і метаритралі, тобто личинки цих таксонів переважають на кам'янистому субстраті, холодноводних потоків [17]. Реофіли пристосовані до специфічних умов середовища набули незворотної спеціалізації [10], що призвело до їх екологічної самоізоляції. Таким чином, аборигенна гірська фауна у рівнинні водойми не вселялась, проте, мешканці рівнинних водойм активно заселяли передгірні та гірські потоки. Підтвердженням самоізоляції гірської фауни є формування вертикальної поясності у розподілі видів, яка представляє важливий фактор впливу на поширення амфібіотичних комах навіть з відносно великими ареалами.

Екологічну нішу, що звільнилася, зайняли менш оксифільні організми, що сформували молоде угруповання, яке населяє в даний час передгірні частини рік Криму та характеризується низьким рівнем видового ендемізму (*B. rhodani tauricus* та *E. solus*).

Таким чином, фауна прісних водойм Криму представлена чотирма фауністичними комплексами: найдавнішим, що населяє печери, гірським з високим рівнем ендемізму, передгірним і рівнинним, що потребує додаткового вивчення.

Зв'язки амфібіоти Криму з фауною прилеглих територій, та інших гірських систем (зокрема Українських Карпат) обговорювались у кількох роботах [2, 14-16]. В. В. Поліщук зі співавторами відзначав, що у складі донного населення Кримських гір можна прослідкувати безпосередні зв'язки з Малою Азією та Балканами (на противагу близько розташованого Кавказу), що підтверджує наявність сухопутного контакту між цими територіями та можливе існування Понтиди. Додатково, на основі аналізу чисельних геоморфологічних, біогеографічних та історичних даних, В. В. Поліщук [15] припустив наявність двох трансгресій Чорного моря у пізньому голоцені, причому остання з них відбулась близько двох тисяч років тому, у результаті чого, значна частина рівнинного Криму була затоплена. Результати наших досліджень, принаймні вивчення таксономічного складу Ephemeroptera, вказують, однак, на значні зв'язки Кримської та Кавказької фауни. З 20 кримських видів у Кавказькому регіоні виявлено 10. Без сумніву, види *B. braaschi* і *H. samochai* проникли на півострів з Кавказу.

Збіднення (дефектність) кримської фауни виявляється в переважній більшості груп хребетних та безхребетних, і виражається у феномені «абсентизму», тобто у відсутності на півострові (особливо у гірській його частині) багатьох видів (і таксонів вищого рангу), для проживання яких тут наявні всі умови. Наприклад, для Trichoptera дефектність фауни особливо наочно виражена у відсутності представників таких родин як Rhyacophilidae, Philopotamidae, Sericostomatidae, Beraeidae, Drusinae, Chaetopterygini і багатьох інших, широко розповсюджених у сусідніх регіонах (особливо на Кавказі). Подібна ситуація спостерігається для представників рядів одноденок та веснянок.

Причини абсентизму криються, можливо, з одного боку, в тому, що частина видів-абсентистів не змогла заселити Крим протягом формування фауни комах, а з іншого – у вторинному збідненні кримської фауни у результаті кліматичних та антропогенних флуктуацій. Процес збіднення фауни Кримських гір, очевидно, продовжується. Незначна чисельність деяких видів вказує на те, що їхні популяції знаходяться у стані депресії [3].

І. В. Мальцев та Л. Г. Апостолов [11] зазначають, що майже всі натуралісти, які вивчали історію кримської фауни і флори, її походження пояснювали по різному. А. А. Браунер [1] вважав, що древня фауна Криму вимерла у льодовиковий період, а сучасна виникла у період з сармату до пліоцену, коли Крим входив у склад української суші. І. І. Пузанов [20] аналізуючи малакофауну Криму дійшов висновку, що види, спільні з Кримом і Кавказом, є «спадком Понтиди», причому найдревніші кримські молюски залишилися якраз від Понтійської суші. Пізніше, після відокремлення Криму від Понтиди, фауна (але молодша) могла проникнути на півострів з прилеглих територій. Пізніше І. І. Пузанов знову повертається до цього питання і проводить аналіз усього тваринного населення Криму. На основі фауністичних узагальнень та геологічних даних того часу, автор доходить висновку, що древня фауна Криму складається із понтійських реліктів. Крім древніх реліктів сарматського часу в Кримі існують молодші плейстоценові іммігранти. Ті з них, які збереглися до теперішнього часу, віднесені до дилювіальних реліктів. Насамкінець, І. І. Пузанов виокремлює наймолодші адвентивні види, які проникли у Крим недавно, вже в історичний час і цей процес продовжується до тепер.

С. І. Медведєв [13], порівнюючи фауну комах Криму і Північно-західного Криму, приходять до висновку, що вони протягом тривалого часу формувалися самостійно. Автор вважав, що початок формування сучасної фауни Криму припадає на третинний період, в основному ж її становлення відбувалося в плейстоцені. Саме тому ендемізм Криму не виходить за рамки видового, а частіше має підвидовий характер і не перевищує 4–11%.

За попередніми даними [11] у Кримі нараховується не менше 8 тис. видів комах (за іншими даними не менше 12 тис.). З них європейських видів понад 3 тис. (37,5% фауни), середземноморських – близько 2 тис. (25%), панпалеарктиків – біля 2 тис. (25%), голарктиків – 90 (0,9%), про зв'язки Криму з індомалайською фауною свідчить невелика група (біля 0,1–10%) реліктових форм, серед яких є жуки-туруни *Scarites terricola*, *Microlestes plagiatus*, *Zuphium olens*.

Таким чином, формування фауністичних комплексів Ephemeroptera та Plecoptera гірських систем України відбувалось різними шляхами, та має різні історичні наслідки. Якщо гірська система Карпат в історичному аспекті виявилась важливим рефугіумом для збереження, а пізніше і розселення багатьох амфібіотичних комах, то Кримські гори, також будучи по суті рефугіумом, залишились в ізоляції, що у кінцевому рахунку призвело до збіднення прісноводної фауни безхребетних, котре продовжується і в наш час, з огляду на природні історичні процеси, та в результаті діяльності людини.

Дослідження виконано за підтримки грантової агенції Чеської республіки (проект No. 206/08/1389).

Література

1. Браунер А. А. Сельскохозяйственная зоология. – К.: Госиздат Украины, 1923. – С. 1-456.
2. Годунько Р. Й., Прокопов Г. А. Порівняльна характеристика фауни одноденок (Insecta, Ephemeroptera) Українських Карпат та гірської і передгірної частини

Криму // Актуальные вопросы современной биологии. Матер. I республ. конф. молодых ученых Крыма. – Симферополь: Таврия, 2000. – С. 76-77.

3. Григоренко В. Н. Состав фауны ручейников Крыма // Латвийский энтомолог. – 1987. – Вып. 30. – С. 76-89.

4. Жильцова Л. А. Обзор веснянок (Plecoptera) Украинских Карпат. Семейства Taeniopterygidae и Nemouridae // Вестник зоологии. – 1967. – № 4. – С. 34-42.

5. Жильцова Л. А. Веснянки (Plecoptera): группа Euholognatha. Фауна России и сопредельных стран – СПб.: Наука, 2003. – 538 с.

6. Жильцова Л. А., Прокопов Г. А. Веснянки (Plecoptera) Крыма // Кавказский энтомологический бюллетень (в друці).

7. Клюге Н. Ю. Поденки рода *Heptagenia* Walsh (Ephemeroptera, Heptageniidae) // Энтотомол. обозр. – 1987. – 76, вып. 2. – С. 302-320.

8. Клюге Н. Ю. Поденки рода *Heptagenia* Walsh (Ephemeroptera, Heptageniidae) фауны СССР. 2. Дополнения и описание нового вида с Памира // Вестн. Ленинград. ун-та. – 1989. – 24, вып. 4. – С. 3-13.

9. Клюге Н. Ю. Насекомые-поденки (отряд Ephemeroptera). Методические указания к лабораторным занятиям по курсу “Систематика насекомых”. Ч. 2. Определительные таблицы палеарктических семейств и родов. – С.-П.: Изд-во С.-П. гос. ун-та, 1992. – 35с.

10. Корноухова И. И. К вопросам экологической эволюции ручейников (Trichoptera) // Проблемы энтомологии в России. Сб. научн. тр. Том 1. – СПб., 1998. – С. 209-210.

11. Мальцев И. В., Апостолов Л. Г. Экологические и природоохранные аспекты изучения горного Крыма. – Симферополь: СГУ, 1985. – С. 24-37.

12. Мартинов О. В., Годунько Р. Й. Одноденки (Insecta: Ephemeroptera) Донецької області // Науковий вісник Ужгородського університету: Серія Біологія. – 2010. – Випуск 28. – С. 115-120.

13. Медведев С. И. О роли Карпат в формировании энтомофауны Украины // Научные записки Ужгородского Государственного университета. – 1956. – 21. – С. 57-65.

14. Полищук В. В. Состав, географические особенности и генезис гидрофауны водоемов УССР // Автореф. дис. на соиск. уч. степ. д-ра биол.наук. Киев, Ин-т гидробиологии АН СССР. – Киев, 1978. – 32 с.

15. Полищук В. В. О значительном позднеголоценовом подъеме уровня Черного моря и происхождении северных элементов в его фауне // Гидробиологический журнал. – 1984. – 4. – С. 3-13.

16. Полищук В. В., Дягилева Г. М., Недоступ А. Т., Мирошник Л. Л., Биляшевский Н. Н. Сравнительный анализ донного животного населения рек Карпат и Крыма и его связь с сопредельными территориями // Экология и таксономия насекомых Украины. – К.: Наукова думка, 1988. – С. 213-214.

17. Прокопов Г. А. Эндемичные насекомые в экосистемах рек южного макросклона Крымских гор // Записки Общества геоэкологов. – Симферополь, 2000. – Вып. 4. – С. 28-34.

18. Прокопов Г. А. Особенности распределения пресноводной фауны Крыма в свете истории ее формирования // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. В. Гнатюка. Серія: Біологія. Спец. випуск “Гідроекологія”. – 2005 – №3 (26). – С. 363-365.

19. Прокопов Г. А., Годунько Р. Й. Каталог поденок (Insecta: Ephemeroptera) Крыма // Заповедники Крыма. Материалы IV международной научно-практической

конф. (2 ноября 2007 г., Симферополь). – Ч. 2. Зоология. – Симферополь, 2007. – С. 140-152.

20. Пузанов И. И. Материалы к познанию наземных моллюсков Крыма // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1926. – 35. – С. 48-104.

21. Синиченкова Н. Д. Историческое развитие веснянок. – М.: Наука, 1987. – 144 с.

22. Цееб Я. Я. Зоогеографический очерк и история крымской гидрофауны. – Учен. зап. Орловского гос. пед. ин-та. Сер. естествозн. и химии. – 1947. – Вып. 2. – С. 67-112.

23. Чернова О. А. Отряд Ephemeroptera Latreille, 1810 – Поденки // Историческое развитие класса насекомых. – М.: Тр. ПИН АН СССР, 1980. – С. 31-36.

24. Godunko R. J., Soldán T. Lectotype fixation and redescription of *Ecdyonurus subalpinus* (Ephemeroptera: Heptageniidae) with notes on its biology and distribution // Klapalekiana. – 2003. – 39. – P. 211-224.

25. Haybach A. Zoogeographische Aspekte der Eintagsfliegenbesiedlung Deutschlands (Insecta, Ephemeroptera) // Verh. Westd. Entomol. – 2002. – S. 187-209.

26. Illies J. Ephemeroptera // Limnofauna Europea. – Stuttgart, 1967. – S. 212-219.

27. Jacob U. Composition and Zoogeographical Characteristics of the Fennoscandian Mayfly Fauna // Ephemeroptera and Plecoptera: Biology–Ecology–Systematics – Fribourg: MTL, 1997 – P. 121-126.

28. Kłonowska-Olejnik M., Godunko R. J. Contribution to the taxonomy of the Central European species of *Rhithrogena loyolaea* species-group (Ephemeroptera, Heptageniidae) // X International Conference on Ephemeroptera. XIV International Symposium on Plecoptera, August 5-11, 2001, Perugia-Italy. – 2003. – P. 339-348.

29. Landa V. Jepice – Ephemeroptera. Fauna ČSSR. – Praha: Academia, 1969. – 18. – 369 s.

30. Landa V., Soldán T. Some faunistic and biogeographic aspects of the mayfly fauna of the Hercynian and Carpathians mountain systems in Czechoslovakia (Ephemeroptera) // Acta Musei Regni. S. A. Supl. – 1980. – P. 58-60.

31. Landa V., Soldán T. Distributional patterns, chorology and origin of the Czechoslovak fauna of mayflies (Ephemeroptera) // Acta Entomol. Bohemoslov. – 1985. – 82. – P. 241-268.

32. Malicky H. Chorological patterns and biome types of European Trichoptera and other freshwater insects // Archiv für Hydrobiologie. – 1983. – 96. – P. 223-244.

33. Mikulski J. Próba charakterystyki zoogeograficznej jetek (Ephemeroptera) fauny Polski // Pam. 14 Zjazdu Lek. Przyrodn. Pol. Pozn. – 1933. – S. 476-478.

34. Raušer J. K zoogeografii severomoravských druhů rodu Protonemura Kny. a Leuctra Steph. (Plecoptera) // Přírodověd. Čas. slezský. – 1962a. – 23. – S. 175-191.

35. Raušer J. Zur Verbreitungsgeschichte einer Insektendauergruppe (Plecoptera) in Europa // Práce brněnské zákl. ČSAV. – 1962b. – 8. – S. 281-383.

36. Soldán T., Zahrádková S., Helešic J., Dušek L., Landa V. Distributional and Quantitative Patterns of Ephemeroptera and Plecoptera in the Czech Republic: A Possibility of Detection of Long-term Environmental Changes of Aquatic Biotopes // Folia Facult. Sci. Nat. Univ. Masaryk. Brun., Biologia. – 1998. – 98. – 305 p.

37. Sowa R. Ecology and biogeography of mayflies of running water in the polish part of the Carpathians. 1. Distribution and quantitative analysis // Acta Hydrobiol. – 1975. – 17, №3. – P. 223-297.

38. Vinçon G., Murányi D. Revision of the *Rhabdiopteryx neglecta* species group (Plecoptera: Taeniopterygidae) // Aquatic Insects. – 2009. – 31. – P. 203-218.

39. Zwick P. Die Plecopteren Pictet und Burmeister, mit. Angaben über weitere Arten (Insecta) // Rev. Suisse Zool. – 1982. – 78. – Fas C. 4, № 58. – S. 1123-1194.

**ФАУНА НЕМАТОД ЗАЩИЩЕННОГО ГРУНТА БОТАНИЧЕСКОГО САДА
ЛЬВОВСКОГО НАЦИОНАЛЬНОГО УНИВЕРСИТЕТА ИМ. И. ФРАНКА
(NEMATODE FAUNA OF THE PROTECTED GROUND IN BOTANICAL GARDEN
OF THE I. FRANKO LVIV NATIONAL UNIVERSITY)**

Губин А. И.

Институт защиты растений НААНУ, г. Киев;

Донецкий ботанический сад НАНУ, г. Донецк;

e-mail: helmintolog@mail.ru

Изучение нематодных сообществ культурных растений играет важную роль в понимании естественных биологических процессов отражающих условия содержания конкретных видов растений, оценке уровня прямой и косвенной фитопатологической нагрузки, оказываемой нематодами и составлении прогнозов в отношении успешности применения профилактических и оздоровительных мероприятий. Тесная взаимосвязь микогельминтов, фитопаразитических, сапробиотических и хищных нематод с растительными организмами обуславливает необходимость комплексного подхода при оценке влияния почвенной фауны на состояние как растительных сообществ в целом так и отдельных экземпляров растений. Оранжереи ботанических садов представляют собой уникальные искусственно созданные экосистемы, каждая из которых несмотря на общие принципы уникальна. Различия обуславливаются разнообразием физических (температурный, водный и световой режимы, состав землесмесей, и т.п.), биологических (видовой состав растительных, а также животных организмов и грибов) и антропогенных факторов (уровень квалификации и добросовестности инженерно-технического состава, размеры финансирования и т.п.). Безусловно, что благодаря воздействию этих факторов структура нематодных сообществ в каждом ботаническом саду будет отличаться.

Целью работы было выяснение с помощью методов нематологического мониторинга структуры нематодных сообществ, с выделением наиболее патогенных видов в защищенном грунте ботанического сада Львовского национального университета им. И. Франка (БСЛНУ). Симптомы заболеваний выявляли методами визуального осмотра [1]. Более детальное обследование отдельных надземных органов растений и корней проводили при помощи микроскопов МБС-9, МБИ-3, Krüss Optronics MBL 2150 и JNOEC SZM-45T2. Для выделения нематод из корней и ризосферы использовали стандартные методы [3]. Определение видового состава проводили с использованием определительных таблиц [7, 8], с участием и консультациями сотрудников лаборатории нематологии Института защиты растений УААН (Киев).

В процессе обследований растений защищенного грунта БСЛНУ был зарегистрирован 21 вид нематод. Наиболее многочисленной по видовому составу была группа сапробиотических нематод, насчитывающая 12 видов (*Acrobeles ciliatus*, *Acrobeloides buetschlii*, *Alaimus primitivus*, *Caenorhabditis elegans*, *Cervidellus insubricus*, *Eucephalobus oxyuroides*, *Eudorylaimus carteri*, *Eudorylaimus obtusicaudatus*, *Mesorhabditis monhystera*, *Paraplectonema pedunculata*, *Pelodera teres* и *Prismatolaimus intermedius*).

На втором месте по численности видов находились фитопаразитические нематоды. Было обнаружено 4 вида эктопаразитов (*Helicotylenchus dihystra*, *Longidorus elongatus*, *Rotylenchus robustus* и *Tylenchorhynchus claytoni*) и три вида эндопаразитов (*Ditylenchus dipsaci*, *Meloidogyne incognita* и *Pratylenchus pratensis*). Из всех

фитопаразитических нематод наибольшую опасность для растений в БСЛНУ представляли *M. incognita*, *P. pratensis* и *R. robustus*. К числу растений чаще всего поражаемых этими видами относились представители родов *Begonia*, *Ficus*, *Plectranthus* и *Saintpaulia*. Внешние симптомы нематодозов выражались в угнетении роста и развития, хлорозе, некрозах и отмирании листьев, отмирании и недоразвитости корневой системы, и наличии галлов на корнях в случае паразитирования *M. incognita*.

Микогельминты и хищные нематоды были представлены одним видом (*Aphelenchus avenae* и *Mononchus papillatus* соответственно). Что касается численности особей, то в этом случае доминирующей эколого-торфической группой были фитопаразиты. Для сравнения, максимальная численность *M. incognita* была отмечена на *Plectranthus prostratus*, где в 1 г. корней содержалось 330 особей *M. incognita*, а в 100 см³ грунта 2537 особей. В то же время максимальная численность сапробиотических нематод на этом же растении в корнях достигала 84 особей в 1 г. (*E. oxyuroides*), а в грунте 177 особей в 100 см³ (*A. ciliatus*). Следует отметить, что подобная ситуация является нормой на начальных стадиях нематодозов. При дальнейшем развитии заболевания деструкция корневой системы приводит к интенсификации гнилостных процессов, что в свою очередь является причиной снижения численности фитопаразитов, и повышения численности нематод прочих эколого-трофических групп [2, 6]. Тот факт, что нематодные заболевания на поздних стадиях нами обнаружены не были свидетельствует о жестком контроле состояния коллекций сотрудниками оранжерей, и своевременной выбраковке пораженных растений.

Сравнивая состав фауны нематод БСЛНУ с аналогичными показателями, известными для других ботанических садов Украины, в первую очередь следует отметить относительную бедность видового состава. Для сравнения, в Донецком ботаническом саду НАН Украины к настоящему времени зарегистрирован 41 вид фитопаразитических и свободноживущих нематод [4], в ботаническом саду Харьковского национального университета им. Каразина – 46 видов [5], а в Национальном ботаническом саду им. Гришко НАН Украины (г. Киев) – 59 видов. Объяснить этот факт можно тщательными проводимыми защитными и профилактическими мероприятиями, к которым в первую очередь следует отнести нещадную выбраковку и уничтожение растений с визуальными симптомами нематодозов. Кроме этого сокращению уровня нематодных инвазий способствует систематизация растений в коллекциях, что в свою очередь препятствует неконтролируемому распространению фитопаразитов с узкой пищевой специализацией. Однако несмотря на бедный видовой состав процентное соотношение эколого-трофических групп нематод в БСЛНУ практически не отличалось от такового в других ботанических садах, характеризуя тем самым относительную устойчивость этих специфических антропогенных экосистем.

Литература

1. Губин А. И. Визуальное выявление нематодозов тропических, субтропических и цветочно-декоративных растений в теплицах и оранжереях ботанических садов // Інтродукція, селекція та захист рослин. Матеріали другої міжнародної наукової конференції (м. Донецьк, 6–8 жовтня 2009 р.) – Т.1. – Донецьк, 2009. – С. 237 - 239.
2. Губин А. И. Динамика развития мелойдогиноза тропических и субтропических растений в защищенном грунте Донецкого ботанического сада НАН Украины // Промышленная ботаника – 2010, – Вып. 10, С. 213 - 220.
3. Матвеева М. А. Защита растений от нематод – М.: Наука, 1989. – 150 с.

4. Сигарева Д. Д., Губин А. И., Бамбизов В. М. Изучение структуры нематодоккомплексов тропических и субтропических растений защищенного грунта ботанического сада Харьковского национального университета им. В. Н. Каразина для выяснения причин их заболеваний // Современные аспекты патогенеза, клиники, диагностики, лечения и профилактики протозоозов, гельминтозов и арахноэнтомозов человека, животных и растений. Труды VII Международной научно-практической конференции. – Витебск, – 2010, С. 205 - 209.
5. Ігарьова Д. Д., Губін О. І. Фітогельмінти. Збудники хвороб квітково-декоративних тропічних і субтропічних рослин в оранжереях і теплицях Донецького ботанічного саду НАН України // Карантин і захист рослин – 2010, – №2, – С. 18 - 21.
6. Элиава И. Я. Динамика фауны нематод при мелойдогинозе // Вопросы фитогельминтологии. Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – С. 234-242.
7. Goodey T. Soil freshwater nematodes (2nd. ed., rewritten by J.B. Goodey) / Goodey T. – London: Methuen. – 1963. – 544 p.
8. Mai W. F. Plant-parasitic nematodes. A pictorial key to genera / W. F. Mai, P. G. Mullin. – New-York: Cornell University Press. – 1996. – 278 p.

**ПРОСТОРОВИЙ РОЗПОДІЛ МОЛЮСКІВ НА ЗАХОДІ УКРАЇНИ ТА
МОЖЛИВОСТІ ВИДІЛЕННЯ І ОХОРОНИ ОСОБЛИВО ЦІННИХ ЛОКАЛЬНИХ
МАЛАКОКОМПЛЕКСІВ
(SPATIAL DISTRIBUTION OF MOLLUSCS IN WESTERN UKRAINE AND
POSSIBILITIES OF ALLOTMENT AND PROTECTION OF ESPECIALLY
VALUABLE LOCAL MALACOCOMPLEX)**

Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.І.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів,
e-mail: sverlova@museum.lviv.net

Хоча питання охорони молюсків на заході України підіймалося вже досить давно [6], воно й досі не отримало належної розробки ані для цієї території, ані для України загалом. Яскравим свідченням цього є надзвичайно мала представленість молюсків у Червоній книзі України. Так, серед близька 200 видів наземних молюсків, відомих на даний час на території України, до останньої редакції ЧКУ [14] внесено лише 14 видів, серед яких 4 види трапляються у Криму, а 10 – на заході України, переважно в Українських Карпатах. У той самий час навіть у найближчих околицях Львова присутні рідкісні види наземних молюсків, не занесені до ЧКУ [5, 10]. Для порівняння: у Польщі, де загальний видовий склад наземних молюсків є дещо біднішим, до Червоного списку тварин занесено 75 видів, серед них 28 видів – як такі, що знаходяться під різним ступенем загрози [16].

Серед прісноводних черевоногих молюсків України у ЧКУ [14] згадуються лише 2 види з родини Lymnaeidae, один з яких був виявлений на заході України – у затоні р. Західний Буг поблизу м. Сокаль [11, 13]. Хоча лише для родини Planorbidae була пропозиція надати охоронний статус 12 видам, при цьому 5 видів були охарактеризовані як сильно загрожувани, ще 3 види – як загрожувани [12].

Але найгірша ситуація склалася для прісноводних двостулкових молюсків, жоден з яких досі не занесений до ЧКУ [14], не зважаючи на досить добру попередню розробленість цього питання [7]. Не стали винятками навіть рідкісні види з родини Unionidae – *Batavusiana crassa* (Phil.), *Pseudanodonta complanata* (Rssm.), чутливі до якості водного середовища та лише дуже спорадично розповсюджені зараз на території України. Хоча обидва згаданих види занесені до Червоного списку МСОП [15] і охороняються в багатьох європейських країнах. Ще в загрозливішому стані знаходиться на території України *Pisidium lilljeborgii* Cles., відомий лише з декількох озер на Волинському Поліссі [7].

Нагальною потребою є не лише збільшення кількості видів молюсків, які підлягають охороні на загальнодержавному рівні, але й чіткіше визначення статусу червонокнижних видів. Зокрема, у ЧКУ статус *Granaria frumentum* (Drap.) був з незрозумілої причини понижений від I категорії у виданні 1994 р. [13] до “рідкісного виду” у виданні 2009 р. [14]. При цьому йдеться про вид, для якого досі відомо лише декілька місцезнаходжень на території України. Для порівняння: на території сусідньої Польщі *G. frumentum* має статус критично загроженого виду [16]. Одночасно до останнього видання ЧКУ [14] зі статусом “вразливий” включено *Plicuteria lubomirskii* (Slos.), хоча (і це наочно підтверджує навіть наведена у ЧКУ картосхема) даний вид набагато частіше трапляється на заході України та є значно менш вразливим, ніж *G. frumentum*.

Наступним важливим кроком має стати регіоналізація списків охоронюваних видів. Це дасть змогу вжити необхідних заходів для охорони видів, які не можуть бути

включеними до ЧКУ, але є рідкісними або навіть вразливими на окремих територіях. Це пов'язано з особливостями просторового і біотопного розподілу моллюсків на території України. Зокрема, у степовій зоні охорони можуть потребувати деякі лісові види наземних моллюсків, звичайні на решті території України. На Подільській височині це може стосуватися деяких карпатських видів (за винятком найбільш розповсюджених). У всіх випадках особливо вразливими є види, що знаходяться на межі свого природного ареалу. Хоча ареал багатьох видів наземних моллюсків може значно розширюватися за рахунок антропохорії, що часом значно ускладнює інтерпретацію тих чи інших фауністичних знахідок.

Оскільки серед наземних і прісноводних моллюсків України переважають види відносно невеликих розмірів, які не використовуються безпосередньо людьми (в якості харчових об'єктів, для виготовлення сувенірної продукції тощо), їх охорона пов'язана передусім зі збереженням заселених моллюсками біотопів. Це робить можливим охорону не популяцій окремих рідкісних або зникаючих видів, а цілих комплексів наземних або прісноводних моллюсків. Крім того, охороні мають підлягати також локальні малакокомплекси, які мають особливе значення для збереження видової різноманітності моллюсків окремих територій. Зокрема, у Львові найважливішими у цьому плані є наземні малакокомплекси, які утворилися на території регіонального ландшафтного парку «Знесіння», у лісопарку «Погулянка» та парку «Залізна Вода» [8]. Саме на цих територіях найкраще збереглися елементи первинної лісової малакофауни. Для РЛП «Знесіння» характерним є поєднання на відносно невеликій площі лісових і степових малакокомплексів. У найближчих околицях міста найважливішими для збереження лісової малакофауни є окремі ділянки у Винниківському і Брюховицькому лісопарку [8]. Особливо це стосується ділянки, на якій зареєстровано *Daudebardia brevipes* (Drap.) [5, 10].

Загалом при визначенні особливо цінних локальних малакокомплексів можна користуватися наступними критеріями:

1) наявність у складі малакокомплексів видів, які можна вважати особливо вразливими для України загалом, для заходу України або для окремої території (наприклад, для заходу Подільської височини);

2) наявність видів, що знаходяться на межі своїх природних ареалів (якщо вони не відносяться до пункту 1);

3) висока (порівняно з середніми показниками для даної місцевості) видова різноманітність моллюсків, особливо якщо обстежений біотоп може слугувати джерелом заселення інших територій (для наземних моллюсків така можливість часто є обмеженою природними або антропогенними бар'єрами);

4) специфічність складу або особливостей функціонування малакокомплексу, яка робить його особливо цінним для подальшого вивчення.

Виділення особливо цінних локальних малакокомплексів нерозривно пов'язано з дослідженням просторового розподілу наземних і прісноводних моллюсків. Загалом можна відмітити, що прісноводні моллюски розповсюджені на території України та в її західному регіоні більш рівномірно, ніж наземні. Навіть рідкісні види (зокрема, згадані вище *B. crassa* і *P. complanata*) можуть спорадично траплятися практично по всій Україні. Проте у північно-західній частині України зареєстровано декілька видів прісноводних моллюсків, відсутніх на інших територіях. Це згаданий вище *P. lilljeborgii* з поліських озер, *Lymnaea clavata* (West.) (червонокнижний вид, який, імовірно, слід розглядати лише як внутрішньовидову форму *Lymnaea glabra* (Müll.) і *Marstoniopsis scholtzi* (A.Schm.) (наведений для України під синонімічною назвою *M. steini* (Mart.) [1]). Два останні види до цього часу були знайдені лише у Західному Бузі на півночі Львівської області [1, 11, 13]. Це робить перспективним подальше обстеження

Західного Бугу та пов'язаних з ним постійних і періодичних водойм на території Сокальського р-ну.

Деякою специфічністю видового складу прісноводних і амфібіотичних молюсків відзначаються Українські Карпати. З одного боку, гірські потоки та інші розташовані у високогір'ї гідротопи мають збіднений видовий склад молюсків. З іншого, саме в Карпатах трапляються деякі види, відсутні на решті території України (2 види з роду *Bythinella*) або взагалі відомі лише для Українських Карпат (амфібіотичні види з роду *Terrestribythinella* та описаний з печерних вод Говерли *Paladilhiopsis carpathica* (Soos) [1]).

Найбільша видова різноманітність наземних молюсків на заході України характерна для Карпат. З просуванням на схід і особливо на північ кількість видів поступово зменшується. Хоча деякі карпатські види молюсків не лише досить часто трапляються на заході Подільської височини, але й зареєстровані у її центральній частині [4]. Порівняно з іншими регіонами України, рідкісні наземні молюски Українських Карпат [2] найкраще відображені у Червоній книзі України (див. вище). Проте, на нашу думку, до цього переліку варто було б додати *Vestia elata* (Rssm.) і *Balea fallax* (Rssm.). За прогнозами, глобальні кліматичні зміни можуть призвести до майже повного зникнення першого з цих видів на території України протягом найближчих 40 років [3]. *Acricula perpusilla* (Reinh.) на території України виявлений поки що лише в одному локалітеті в Карпатському біосферному заповіднику [9]. Для реліктового виду *Pupilla sterri* (Voith) відомі лише поодинокі знахідки у гірській та рівнинній частині заходу України [9]. Потребують детальнішого аналізу сучасне розповсюдження і стан популяцій таких видів, як *Urticicola umbrosa* (C.Pfr.), *Monachoides incarnata* (Müll.), *Discus perspectivus* (Meg.v.Mühl.), *Pyramidula pusilla* (Vallot) (до недавнього часу помилково вказувався для України та багатьох інших країн під назвою *P. rupestris* (Drap.), *Edentiella bakowskii* (Pol.). На необхідність охорони першого і останнього зі згаданих видів вказував ще В.І.Здун [6].

На рівнинній частині заходу України (крім видів, спільних з Українськими Карпатами) особливої охорони потребують 2 види з роду *Daudebardia* [5]. *Helicopsis instabilis* (Rssm.), на нашу думку, є особливо вразливим на території Львівської області, де проходить північно-західна межа його ареалу і де він представлений лише відносно невеликими ізольованими популяціями.

Література

1. Анистратенко В.В., Стадниченко А.П. Литторинообразные, рессоидобразные. – К.: Наук. думка, 1994. – 175 с. – (Фауна Украины. Т. 29. Моллюски. Вып. 1. Кн. 1).
2. Байдашников А.А. Редкие наземные моллюски Украинских Карпат и пути их сохранения // Вестн. зоологии. – 1989. – № 3. – С. 37-41.
3. Байдашников А.А., Титар В.М. Ареал видов рода *Vestia* Hesse, 1916 (Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae) в Украине: современное состояние и прогноз на будущее // Еколого-функціональні та фауністичні аспекти дослідження молюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища: Зб. наук. праць. – Вип. 2. – Житомир, 2006. – С. 11-14.
4. Балашов І.О. Наземні молюски (Gastropoda) лісостепу України. Автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.08 / Інститут зоології НАНУ – Київ, 2011. – 19 с.
5. Гураль Р.І., Сверлова Н.В. Клас: Черевонігі – Gastropoda // Башта А.-Т. В., Канарський Ю.В., Решетило О.С. та ін. Рідкісні види тварин Львівської області. – Львів, 2006. – С. 101-104.

6. Здун В.И. Вопросы охраны моллюсков западных областей Украинской ССР // Охрана природы в западных областях УССР: тезисы докл. – Львов, 1957. – Ч. 2. – С. 11-14.
7. Корнюшин А.В. О видовом составе пресноводных двустворчатых моллюсков Украины и стратегии их охраны // Вестн. зоологии. – 2002. – Т. 36, № 1. – С. 9-23.
8. Сверлова Н.В. Матеріали до моніторингу наземної малакофауни (Gastropoda, Pulmonata) м.Львова та його околиць // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2003. – Т. 18. – С. 127-134.
9. Сверлова Н.В. О распространении некоторых видов наземных моллюсков на территории Украины // Ruthenica. – 2006. – Т.16. – № 1–2. – С. 119-139.
10. Сверлова Н.В., Гураль Р.И. Наземная малакофауна Львова и ее изменения в XX веке // Сверлова Н.В., Хлус Л.Н., Крамаренко С.С. и др. Фауна, экология и внутривидовая изменчивость наземных моллюсков в урбанизированной среде. – Львов, 2006. – С. 10-19.
11. Стадниченко А.П. Прудовиковые и чашечковые (Lymnaeidae, Acroloxidae) Украины. – К.: Центр учебной литературы, 2004. – 327 с.
12. Уваева А., Гураль Р. Особенности распространения и экология моллюсков семейства Planorbidae (Gastropoda, Pulmonata) Украины // Ruthenica. – 2008. – Т. 18, № 2. – С. 25-38.
13. Червона книга України. Тваринний світ / відп. ред. М.М.Щербак. – К.: "Українська енциклопедія" ім. М.П.Бажана, 1994. – 464 с.
14. Червона книга України. Тваринний світ / за ред. І.А.Акімова. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 600 с.
15. IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.4 / www.iucnredlist.org
16. Wiktor A., Riedel A. Gastropoda terrestria. Ślimaki lądowe // Czerwona lista zwierząt ginących i zagrożonych w Polsce. Suplement. Alfabetyczny wykaz gatunków kręgowców i bezkręgowców według kategorii IUCN/WCU, z podaniem międzynarodowego statusu prawnego. – Kraków, 2002. – S. 27-33.

**ЦЕНОТИЧНА ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ НАСЕЛЕННЯ КОЛЕМБОЛ НА ТЕРИТОРІЇ
ЧОРНОМОРСЬКОГО БІОСФЕРНОГО ЗАПОВІДНИКА
(CENOTICAL DIFFERENTIATION OF COLLEMBOLA COMMUNITIES ON THE
TERRITORY OF CHORNOMORSKY BIOSPHERE RESERVE)**

Капрусь І.Я.

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

Чорноморський біосферний заповідник (ЧБЗ) розташований на території сухостепової (південностепової) підзони України, яка займає найнижчий гіпсометричний рівень Причорноморської низовини, Присивашся та знижену частину Рівнинного Криму. Межі цієї підзони визначаються ареалами суцільного поширення підтипу сухостепових ландшафтів з переважаючими тут темно-каштановими і каштановими ґрунтами, які розвинулися під полинно-злаковими степами [4]. Для характеристики угруповань колембол ЧБЗ нами було досліджено 7 різних типів біотопів (таблиця 1) на чотирьох модельних ділянках (Волижин ліс, Соленоозерна, Івано-Рибальченська, Ягорлицький кут), які найкраще репрезентують різноманітність ландшафтів приморського півдня України, зокрема азонального лісостепового, азонального піщано-степового, азонального приморського солончакового і зонального пустельно-степового. На окремих ділянках заповідника зосереджені рідкісні природні комплекси нижньодніпровських пісків, що представлені мозаїкою піщаних степів, лук та невеликих гайків (колок) з дуба звичайного, ендемічної берези дніпровської, груші звичайної, заростей степових чагарників, а також болотної і солончакової рослинності навколо озер і заток. Піщаний степ утворюють угруповання з житняка пухнастоквіткового, костриці Беккера, місцями житняка Лавренківа, ковили дніпровської, тощо. Засолені луки покриті переважно покісницею велетенською та покісницею Фоміна. У плоских пониженнях островів, уздовж морського узбережжя, а також навколо солоних озер формується галофітна маловидова рослинність із спрощеною структурою. Зональні типчаково-полинові пустельні приморські степи поширені лише на ділянках Потіївська і Ягорлицький Кут. Тут степова рослинність росте не тільки на пісках, але й на зональних каштанових ґрунтах. Отримані нами кількісні матеріали дозволяють оцінити структурні параметри угруповань колембол в основних типах зональних, інтра- та екстразональних ценозів і разом репрезентують конкретну фауну цієї підзони. При обчисленні деяких синекологічних індексів використовували підходи Е. Мегарран [5].

Видове багатство і щільність населення. Не зважаючи на засушливий клімат дослідженої території, тут виявлено досить високе видове багатство конкретної фауни колембол, яке відповідає рівню таких локальних фаун в гумідних районах помірного поясу [2, 3]. Протягом одноразового дослідження типових екосистем цього заповідника у весняний період виявлено 113 видів *Collembola*, що складає 38 % фауни усєї степової зони України. Найбагатшими за видовим розмаїттям ногохвісток виявились інтразональні фітоценози, де загалом встановлено 109 видів. На території Чорноморського біосферного заповідника вони представлені широким спектром рослинних угруповань від заплавно-лісових до піщано-степових. Натомість, зональний типчаково-полиновий степ на ділянці “Ягорлицького кута” населяє не менше ніж 44 види колембол, а байрачні екстразональні діброви на ділянці “Івано-Рибальченська” – 29 (таблиця). Високі показники видового багатства ногохвісток відмічені також на певних рівнях інвентаризаційного та диференціюючого різномайття за Р. Уїттекером [8]

Таблиця. Деякі характеристики таксоценів колембол дослідженої території

Ценози Показники	1	2	3	4	5	6	7
Середня щільність, тис. екз. / м ²	8,1 ± 2,5	0,8 ± 0,2	15,9 ± 3,9	3,8 ± 1,2	5,9 ± 2,2	18,4 ± 4,3	19,7 ± 4,9
α_a	7,5 ± 2,0	1,9 ± 1,3	8,7 ± 2,6	5,0 ± 1,0	8,2 ± 2,8	10,8 ± 2,6	9,1 ± 1,9
α_b	44	20	38-59 (81)*	27	42	61	29
β_a	4,9	9,0	4,6	4,4	4,2	4,6	2,2
$\beta_b / \gamma / \varepsilon_z$	1,9 / 56,1 / 296						
H'	3,1	2,3	3,6	2,6	3,2	3,5	2,5
1-D	0,94	0,85	0,96	0,90	0,95	0,96	0,89
d	0,13	0,24	0,11	0,21	0,11	0,10	0,17
E	0,52	0,53	0,47	0,52	0,58	0,54	0,44
J	0,83	0,78	0,83	0,80	0,85	0,85	0,76

Примітки: *Біотопи:* 1 – типчаково-полиновий пустельний приморський степ, 2 – піщаний степ із житняком пухнастоквітковим і кострицею Беккера, 3 – заплавна різнотравна лука, 4 – солончак, 5 – колка із березою і грушею, 6 – заплавний ліс із дубом і вільхою, 7 – байрачна діброва. *Показники:* α_a – точкове альфа-різноманіття (проба 500 см³), α_b – центичне альфа-різноманіття, β_a – внутрішньоцентичне бета-різноманіття, β_b – міжцентичне бета-різноманіття, γ – гама-різноманіття, ε_z – епсилон-різноманіття для природної зони, H' – індекс різноманіття Шеннона, D – індекс різноманіття Сімпсона, E, J – міри вирівняності за індексами Шеннона і Сімпсона, d – індекс Бергера-Паркера, (*) – сумарний показник видового багатства для лучних ценозів.

(таблиця), які відображають різні міри ємності та гетерогенності середовища для цих безхребетних тварин. В стандартній ґрунтовій пробі відмічено в середньому 7,3 види (α_a -різноманіття) при досить значному діапазоні варіювання цього показника. Найнижчі його значення зафіксовані в азональному піщаному степу, а найвищі – в заплавному вільховій діброві. На рівні центичного різноманіття (α_b -різноманіття) також виявлено значне варіювання кількості видів при середньому значенні 40. Однак, для цієї заповідної території, у порівнянні із північними аналогами, характерна найвища контрастність цього показника, яку можна оцінити 4-кратною варіабельністю (таблиця). Мінімальна центична ємність для колембол зафіксована в умовах піщаного степу у підвищених частинах рель'єфу, а максимальна, навпаки, – у річковій заплаві на різнотравних луках і в широколистяних лісах. Відповідно, формалізований показник γ -різноманіття відображає високу видову насиченість колемболами мезотериторій (мезоугруповань) даної підзони і відповідає ландшафтному рівню різноманітності цієї групи тварин.

Рівень диференціюючого різноманіття цієї групи педобіонтів відображає мозаїку екологічних умов як у мікро- так і макрогеографічному масштабах. За результатами вивчення ногохвісток на території ЧБЗ, відмічено значну контрастність угруповань колембол на мікрорівні (β_a -різноманіття), яка обумовлена локальною диференціацією кліматичних та едафічних умов (таблиця). Причому, найбільша відмінність локальних угруповань за показником видового різноманіття відмічена в піщано-степових умовах. Максимальну внутрішньоцентичну подібність видового складу локальних угруповань ногохвісток зафіксовано у байрачній діброві. Ще більшою є контрастність

мезоекологічних умов між окремими ценозами. Про це, зокрема, свідчить показник β -різноманіття. Чим вищі його значення для групи точок (ценотичних угруповань), які характеризують конкретну систему одиниць (локальну фауну), тим менше спільних видів в угрупованнях і, відповідно, останні більше відрізняються між собою за показниками таксономічного різноманіття.

Характерною особливістю сухостепових комплексів колембол є відносно низький рівень сумарної щільності, який особливо помітний в умовах зонального та азонального варіантів степу, солончака та гайків лісостепового типу (таблиця). У цій групі едафотопів він не перевищує позначку у 8,1 тис. ос./м², опускаючись до рекордно низьких значень у піщаному степу, де значна кількість проб взагалі позбавлена колембол. Лише при достатньому зволоженні інтазональних заплавної едафотопів та екстразональних байрачних лісів щільність населення може зростати у кілька разів і досягати рівня характерного для біотопів лісових зон Європи [3, 6].

Індекси різноманіття. У таблиці наведені також значення непараметричних індексів різноманіття (H', D, d, E), які дозволяють поглибити уявлення про структуру населення. Аналіз цих індексів для досліджених угруповань колембол показав, що найнижчий рівень різноманіття зафіксований в едафотопах піщаного степу, приморських солончаків та байрачної діброви. Низькі значення індексів різноманіття H' і D у цих біотопах зв'язані, насамперед, із зниженням видового багатства (α_b) та зростанням рівня домінування найчисельнішого виду (d), а у випадку байрачної діброви – ще й низькою вирівняністю чисельності видів (E).

Для формалізації даних по різноманіттю угруповань колембол сухостепової підзони нами також застосовано метод Q-статистики, який не вимагає відповідності будь-якій моделі численності видів і мало чутливий до об'єму вибірки (рис. 1). Чим вище значення Q тим вищий рівень ценотичного різноманіття колембол. Як видно із цього рисунка, найрізноманітнішими є угруповання колембол 3, 6 і 1, для яких значення індексу Q вищі від 10 одиниць.

Структура домінування. У досліджених ценозах до кола потенційних домінантів або так званих “масових форм” (еудомінанти, домінанти, субдомінанти за класифікацією Г. Штокера і А. Бергмана [7] входить загалом 32 види колембол, що складає близько 28 % конкретної фауни. Потенційними домінантами важали форми, які домінували за чисельністю хоча б в одному біотопі. В конкретних угрупованнях виявлено від 7 до 14 домінантних видів, причому еудомінантів серед них не відмічено. Найчастіше присутні 0-4 домінанти і 4-13 субдомінантів. Таке співвідношення чисельності описується моделями близькими до лог-нормального розподілу і лог-ряду [5] і загалом характерне для багатовидових угруповань педобіонтів.

Виявлено лише по 1 виду, які домінували відразу в усіх семи (*Mesaphorura hylophila*), шести (*Ceratophysella succinea*) або п'яти ценозах (*Folsomia manolachei*), а також три види (*Protaphorura sakatoi*, *Parisotoma notabilis*, *Desoria violacea*), що однаково переважали за чисельністю в чотирьох ценозах. Решта домінантних видів надавали перевагу певним типам оселищ (степовим, лісовим, заплавної) або навіть окремим із них. Лише в одному із досліджених ценозів домінувало 14 видів, тобто майже половина потенційних домінантів. Це можна пояснити двома імовірними причинами: 1) вузькими екологічними вимогами до середовища деяких домінантних таксонів колембол, які локально склалися на дослідженій території, 2) відсутністю інформації щодо сезонної динаміки чисельності масових видів у сухостеповій підзоні. Однак, за матеріалами проведених досліджень стає очевидним, що для масових видів колембол дослідженої території є характерними менша політопність і більша ценотична вибіркочність ніж у північних широтах, і особливо арктичних, де 60–90 % загальної численності угруповань належить одним і тим самим видам, що трапляються

практично в усіх досліджених ценозах тундрової зони [1]. На частку рідкісних (рецендентних і субрецендентних) видів належить всього 13,2–48 % чисельності угруповання. Хоча в окремих едафотопах Чорноморського біосферного заповідника їх було від 12 до 52 форм або 63–85% ценотичного різноманіття цієї групи безхребетних. Найвищий рівень “концентрації домінування” виявлено в екстремальних умовах піщаного степу, де на 7 масових видів належить близько 87% чисельності всього угруповання.

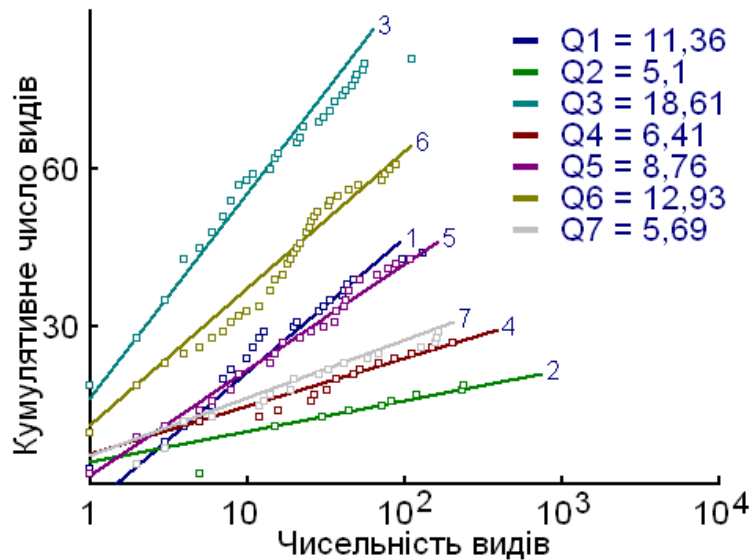


Рис. 1. Криві різноманіття ценотичних угруповань колембол ЧЗБ формалізовані методом Q-статистики. По осі абсцис відкладено відносну чисельність видів у логарифмічному масштабі (\log_{10}). Назви ценозів (№ 1-7) як в таблиці.

Біоморфологічна структура. В досліджених ценозах представлені практично усі основні групи життєвих форм колембол, однак частка їх численності у складі угруповань є різною (рис. 2). За показником відносної чисельності найчастіше переважають верхньопідстилкові і глибокогрунтові види, які разом складають 48,4-64,6% усіх виявлених колембол. За спектром життєвих форм виділяються угруповання піщаного степу, де помітно зростає частка кортицикольних форм (до 24%) на фоні різкого зниження підстилково-грунтових і верхньогрунтових (разом до 1,5%), солончака, де відмічено зменшення відносної чисельності глибокогрунтових форм (до 10,5%) за рахунок збільшення – нейстонних (до 5,3%), а також байрачної діброви, в якій переважають підстилково-грунтові біоморфи разом із глибокогрунтовими (разом до 79,1%) і помітно зменшена чисельність верхньопідстилкових (до 11,1%). Подібні характеристики біоморфологічної структури ценотичних комплексів колембол відмічені нами при аналізі розподілу видового багатства між окремими групами життєвих форм. За кількістю видів також переважають верхньопідстилкові і глибокогрунтові форми, які разом складають більше ніж половину від усього видового різноманіття ногохвісток у конкретному ценозі.

Спектри біотопних груп. Оскільки, досліджені нами ценози Чорноморського біосферного заповідника легко ординувати в едафо-фітоценотичний ряд за фактором вологості (від піщаного степу до заплавного дубняка і морської літоралі) то приуроченість конкретних видів до певної частини цього градієнту можна оцінити за показниками відносної чисельності і таким чином визначити їх належність до

біотопних комплексів (у зв'язку із обмеженістю обсягу статті кількісні дані по окремих видах будуть опубліковані пізніше). В результаті проведеного нами аналізу виділено чотири біотопні комплекси видів: ксерорезистентний, гігро-мезофільний, гігрофільний

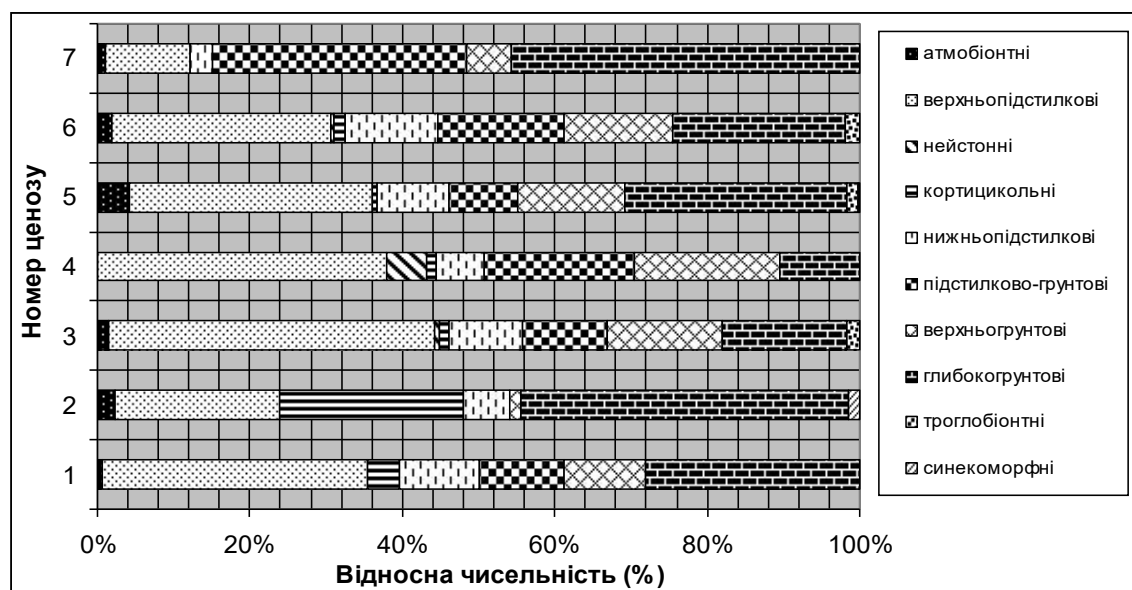


Рис. 2. Спектри життєвих форм колембол у досліджених ценозах ЧБЗ. Назви ценозів (№ 1-7) як в таблиці.

та еврибіонтний. До ксерорезистентного відносили види, які виявлені лише в біотопах 1, 2 і 5 або мають у них підвищені показники відносної чисельності. Біотоп № 5 є розрідженим варіантом колки у складі берези і груші, який сформований на ділянці піщаного степу. Тому, під цією рослинністю сформований засушливий едафотоп. До гігро-мезофільного віднесли види колембол з аналогічними характеристиками у біотопах 3, 4, 6 і 7, до гігрофільного – види, що населяли літораль або є представниками нейстонної життєвої форми і, відповідно, до еврибіонтного – види, які демонстрували високі показники чисельності у більшості біотопів або лише у крайніх варіантах дослідженого ряду. Виділити окремо мезофільний комплекс таксонів колембол на основі наявного матеріалу було складно. У межах комплексів визначили біотопні групи видів. Частина видів (всього 16) було умовно віднесено до певних біотопних груп, що зв'язано із їх спорадичним поширенням або відсутністю чітко вираженого чисельного приурочення до певних типів ценозів. Одна із причин спорадичності деяких видів – недостатня кількість зібраного матеріалу. Особливо це стосується поверхневих життєвих форм, які неповно фіксуються традиційним методом ґрунтових проб.

На основі проведеного аналізу встановлено, що у складі дослідженої локальної фауни колембол переважає комплекс гігро-мезофільних форм (45,2% від загальної кількості видів) при значній питомій частці ксерорезистентних (31,8%). Еврибіонтних таксонів виявлено всього 16,8% від сумарного видового багатства, а гігрофільних – 6,2%. Варто підкреслити що у складі дослідженої локальної фауни (№ 8) більш-менш рівномірно представлені усі основні біотопні групи колембол (рис. 3) за виключенням спеціалізованих літоральних. Кожен досліджений таксоцен включає від 3 до 8 біотопних груп видів. У конкретних ценотичних угрупованнях колембол спектри біотопних груп мають власну специфіку обумовлену переважанням “своїх” групи видів

(наприклад, у степових ценозах – степової, лучних – лучної, лісових – лісової) у комплексі із еврибіонтними таксонами. Так звані “свої” види можна назвати диференціюючими таксонами. Частка останніх є досить високою в усіх варіантах досліджених біотопних угруповань (22,2-45,0%). Сумарно диференціюючі та еврибіонтні види ногохвісток складають 45-63% центичного видового багатства. Крім

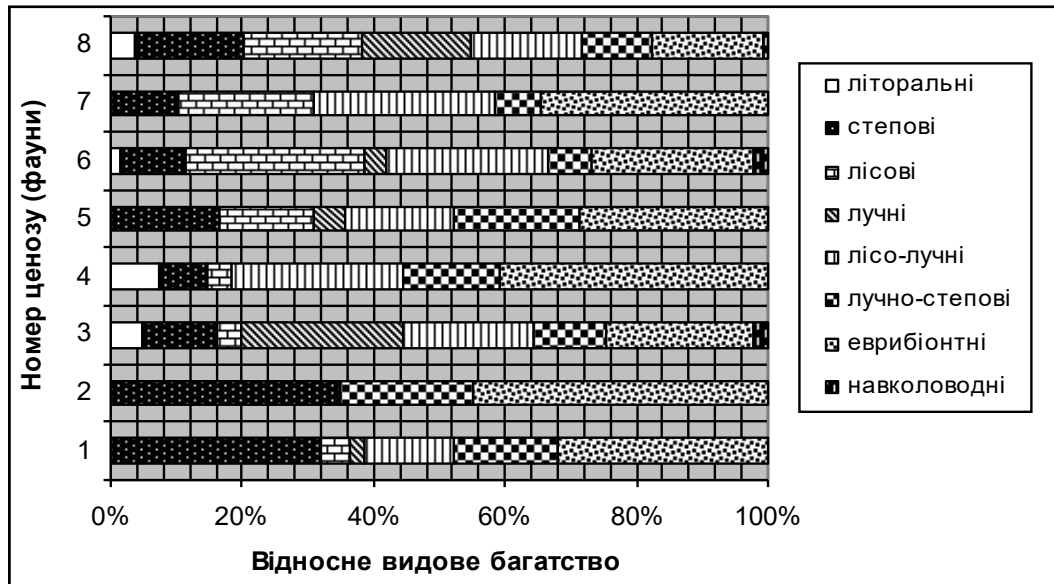


Рис. 3. Спектри біотопних груп колембол у досліджених ценозах ЧБЗ (назви ценозів 1-7 як у таблиці) і в локальній фауні (8).

того, якщо до групи “своїх” додати ще й види, що приурочені до двох варіантів середовища відразу (наприклад, до степових і лучних додати лучно-степових, до лучних і лісових – лісо-лучних) то частка цього комплексу біотопних груп разом із еврибіонтами зростає до 69-100%.

Аналіз відносної чисельності колембол показав, що в усіх досліджених ценозах Чорноморського біосферного заповідника домінують представники еврибіонтного комплексу видів і біотопних груп відкритого ландшафту (степової, лучної, лучно-степової). Особливо чисельні еврибіонтні таксони. Кількісне ядро угруповань ногохвісток зональних оселищ найчастіше складають види, що так само чисельні й у різних варіантах інтразональних біотопів. До плакорних едафотопів дослідженої території тяжіє невелика кількість видів, переважно ті форми, що резистентні до сухості. Видів, облігатно зв'язаних із зональним степом, тобто власне степових, виявлено ще менше (всього 7). Степові риси населення властиві також таксоценам колембол у колках лісостепового типу, на луках і ділянках солончакової рослинності. У лісові екосистеми проникає найменше степових таксонів. Представники лісової і лісо-лучної груп проникають у сухостепову підзону переважно по інтра- та екстразональним біотопам (насамперед заплавному), де вирізняються підвищеними показниками чисельності.

Якщо застосувати критерій оцінки спеціалізованості біотопних угруповань, запропонований Н.О. Кузнецовою [3], для аналізу нашого матеріалу то виявиться, що в досліджених таксоценах сухостепової підзони цей показник коливається у межах 29,8-63,3 %. Тобто, саме такий діапазон частки чисельності видів-спеціалістів у конкретних центичних угрупованнях колембол (у лісових ценозах - 23,6-54,3% лісових і лісо-лучних форм, у степових – 35,3-63,3% степових і лучно-степових, а в лучних – 29,8%

лучних і лісо-лучних). На основі порівняння спектрів біотопних груп ногохвісток побудованих з використанням показника відносної чисельності можна виділити три категорії таксоценів: а) спеціалізовані (у ценозах 2 і 7), б) евритопні (1, 3, 4, 6), а також в) збірний (5). У спеціалізованих таксоценах колембол частка видів-спеціалістів складає понад 54 %. До цієї категорії угруповань напевно можна віднести і таксоцен № 1, незважаючи на те, що в ньому відносна чисельність степових і лучно-степових видів у період збору матеріалу становила всього 35,3%, а еврибіонтних – 57,3%. Напевно, що у типовий для типчаково-полинового степу засушливий період року, можна сподіватися на значне зростання відносної частки ксерорезистентних видів колембол у складі угруповання. В евритопних таксоценах відносна чисельність еврибіонтних видів становить 52,9-75,3% і жодна із спеціалізованих груп не досягає 40% від загальної щільності угруповання. У збірному таксоцені колембол колки лісостепового типу домінують три біотопні групи видів: еврибіонтних (близько 45%), степових (31) і лісових (24).

Таким чином, на основі проведенного вище аналізу матеріалу можна зробити висновок, що характерною особливістю екологічної структури таксоцену колембол Чорноморського біосферного заповідника є висока диференційованість населення як на рівні окремих мікрооселищ так і ценозів. Вона виражається у високих значеннях показників диференціюючого різноманіття, широкому діапазоні варіювання чисельності і видового багатства центичних угруповань, не прогнозованих змінах структури домінування і складу масових видів, а також спектрів життєвих форм і біотопних груп. Основна причина такої диференційованості населення колембол нерівномірний розподіл вологості – ключового для колембол екологічного фактора у засушливих умовах степу. Загалом, на дослідженій території для ногохвісток характерні менша політопність і вища центична вибірковість, порівняно із лісовими зонами помірного поясу. Незважаючи на це, в умовах степу, завдяки просторовій і часовій гетерогенності середовища, зберігаються достатньо сприятливі екологічні умови для підтримання високих рівнів інвентаризаційного різноманіття колембол у межах мезотериторій (ландшафтів).

Література

1. Бабенко А. Б. Коллемболы Арктики: структура фауны и особенности хронологии : автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. - М., 2005. – 48 с.
2. Капрусь І.Я. Ландшафтно-зональні та регіональні особливості фауністичних комплексів *Collembola* на території України // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. - 2010. - Вип. 29. - С. 106-118.
3. Кузнецова Н.А. Организация сообществ почвообитающих коллембол – М.: ГНО Прометей, 2005. – 244с.
4. Маринич О.М. Фізична географія України: Підручник [3-тє вид.] – К.: Т-во "Знання", КОО, 2006. – 511 с.
5. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. - М.: Мир, 1992. – 184 с.
6. Petersen H. General aspects of collembolan ecology at the turn of the millenium // *Pedobiologia*. – 2002. - V. 46. - P. 246–260.
7. Stöcker G., Bergmann A. Ein Modell der Dominanzstruktur und seine Anwendung. 1. Modellbildung, Modellrealisierung, Dominanzklassen // *Arch. Naturschutz u. Lanschaftsforschung*. -1977. - 17, № 1. – P. 1-26.
8. Whittaker R.H. Evolution and measurement of species diversity // *Taxon*. – 1972. – 21. – P. 213-251.

**РОЛЬ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ПРОСТРАНСТВЕННОЙ
ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ РАЗНООБРАЗИЯ COLLEMBOLA
(A ROLE OF CLIMATIC FACTORS IN SPATIAL DIFFERENTIATION OF
COLLEMBOLA DIVERSITY)**

Капрусь И.Я.¹, Sterzyńska M.²

¹Государственный природоведческий музей НАН Украины, г. Львов,
e-mail: i-kaprus@mail.ru

²Museum and Institute of Zoology of PAS, Warsaw, e-mail: majka@miiz.waw.pl

Под влиянием глобальных изменений климата на нашей планете важное значение приобретает исследование взаимосвязей биоразнообразия с абиотическими факторами. В настоящее время накоплены некоторые данные о влиянии избранных климатических факторов на почвенных животных и, в частности, коллембол [1, 4, 5, 6, 7, 9]. Важно знать насколько параметры разнообразия организмов в почвенной среде, где смягчено влияние климата, связаны с отдельными абиотическими факторами. Именно поэтому, актуальной проблемой остается тестирование наибольшего количества климатических факторов с целью выявления характера их влияния на педобионтов и отбирание тех из их состава, которые имеют ключевое значение в пространственном распределении биоразнообразия. Кроме того, важным является поиск биоиндикаторов глобальных изменений климата как на уровне отдельных таксонов так и их группировок. На сегодня выделяют два основных подхода к изучению реакций биоты на изменения климата: корреляционный и экспериментальный [2]. Первый подход является более эффективным, поскольку предусматривает построение компьютерных моделей, которые объясняют пространственное варьирование параметров биоразнообразия на основе избранных климатических переменных. На сегодня, учитывая доступность компьютерной техники и соответствующих программ, такое моделирование является стандартным инструментом макроэкологии.

Изменения показателей биоразнообразия вдоль макрогеографических градиентов среды определяются реакциями отдельных таксонов. Унимодальный характер ответа видов на экологические градиенты действует как в локальном так и значительно большем географическом масштабе. Выбор ключевых климатических факторов для объяснения пространственных изменений разнообразия организмов является центральной проблемой экологической биогеографии. Зональный градиент экологических условий определяют разные климатические факторы, среди которых важнейшими являются температура и влажность. Влияние этих абиотических факторов на живые организмы можно изучать как непосредственно, так и с помощью разнообразных индексов, которые выражают их соотношение. Воздействие локальных факторов на параметры биоразнообразия изучают, преимущественно, опосредованно через типы местообитаний. Изменения таксономического состава фауны и группировок коллембол были исследованы нами по отношению к двум группам факторов:

1) Современные климатические факторы: среднегодовая сумма осадков (Rainfall или $Ag-mx$), среднегодовая температура воздуха, средняя температура января, средняя температура июля, сумма активных температур ($> +10^{\circ}$), период, со средней суточной температурой воздуха $> 0^{\circ}C$, период со средней суточной температурой воздуха $> +10^{\circ}C$, среднее многолетнее значение радиационного баланса (Radiation balance или $Rb-mn$), среднее многолетнее значение суммарной радиации, длительность вегетационного

периода (Vegetation или Vp-mn), средняя длительность снежного покрова, радиационный индекс сухости М.И. Будыко (Index Budyko или RIB).

2) Локальные экологические условия оценивали как: а) присутствие / отсутствие семи основных типов зональных и регионально-горных местообитаний, в частности смешанно-лесных (Z1), широколиственно-лесных (Z2), лесостепных (Z3), северостепных (Z4), сухостепных (Z5), карпатских (Z6) и горно-крымских (Z7); б) присутствие / отсутствие восьми основных видов биотопов, в частности, зональных лесных (Zf), интразональных лесных (If), экстразональных лесных (Ef), экстразональных лугово-степных (Em), интразональных пойменных луговых (Imm), интразональных суходольных луговых (Idm), интразональных засоленных луговых (Ism) и зональных степных (Zs).

Проведенное нами тестирование параметров инвентаризационного разнообразия коллембол, что не зависят от видового богатства (индексы доминирования Симпсона и Шеннона, показатели выровненности по индексам Симпсона и Шеннона, альфа-разнообразию, индекс Бергера-Паркера) показало, что они статистически (Kruskal-wallis ANOVA, $p > 0,05$) не дифференцируют избранные нами биотопические группировки. Именно поэтому, влияние разных групп факторов на композицию таксонов коллембол и их количественные характеристики были исследованы с использованием двух подходов. Первый подход предусматривал анализ группировок коллембол с использованием обобщенных количественных данных по всем видам, а второй - лишь на основе группы доминантных видов (> 3 % относительной численности группировки хотя бы в одном из исследованных вариантов) в зональных, интразональных, экстразональных и горных таксоценах. Методом кластерного анализа было проведено сравнение 9 зональных, 9 интразональных, 3 экстразональных и 10 горных типов группировок. В результате проведенного анализа мы получили две похожие кладограммы, которые объединили исследованные нами группировки в несколько кластеров. В частности, на уровне 70 единиц отличия выделяются четыре кластера: 1 - группировка альпийских лугов Карпат, 2 - группировка преимущественно открытых местообитаний степной зоны или близкие к ним, 3 - группировка преимущественно открытых местообитаний лесных зон с двумя собственно лесными, 4 - лесные группировки Карпат, Крымских гор и отдельных лесных зон. На основании этого анализа был сделан вывод, что группа доминантных видов коллембол хорошо дифференцирует исследованные типы биотопов и может быть использована для последующего ординационного анализа.

На втором этапе исследований биотопические группировки коллембол были поочередно ординированы с использованием детрендного кореспондентного анализа (DCA) и канонического кореспондентного анализа (CCA) в программе Canoco [8]. На рис. 1 представлены результаты ординации разных типов исследованных группировок коллембол на основе анализа группы доминантных видов. В DCA пространстве образовались четыре группы объектов (проб), которые отображают особенности локальных экологических условий: 1 - группировка альпийских лугов (условно альпийские), 2 - лесные группировки, 3 - луговые группировки и 4 - степные группировки. Первая ось ординации отображает достаточно длинный градиент в 4,2 единицы. Этот формальный градиент характеризуется значительной вариабельностью видового состава и структуры доминирования исследованных группировок коллембол. Именно поэтому, нами выдвинута рабочая гипотеза, что этот градиент может быть широтно-зональным и отображать постепенное изменение экологических условий в направлении с юга на север исследованной территории. Кроме того, он может быть связан, в первую очередь, с макроклиматическими факторами. Однако, эта гипотеза требует проверки с использованием CCA анализа. Ось 2 также отображает достаточно

перекрывания находятся те группировки, которые сформированы в похожих экологических условиях среды. Это, преимущественно, интразональные лесные или луговые группировки коллембол. Лучше всего дифференцированы группировки коллембол степных биотопов и альпийских лугов, которые представляют крайние варианты экологических условий исследованного градиента. В результате ДСА-анализа обнаружено шесть видов коллембол, которые тесно коррелируют с определенными типами местообитаний. В частности, со степными биотопами лучше всего коррелирует *P. sakatoi*, равнинными луговыми - *S. pumilis* и *F. quadrioculata*, лесными - *F. manolachei*, *I. minor* и *P. notabilis* и альпийскими луговыми - *I. minor*.

На следующем этапе исследований мы попытались проверить рабочую гипотезу «о широтно-зональной обусловленности пространственного варьирования параметров разнообразия коллембол» с использованием ССА-анализа и построить «модель среды». Для этого нами использованы 21 экологическая переменная среды, среди которых 20 климатических, которые вместе объясняют 38,2% вариальности группировок коллембол в исследованном градиенте условий. Кроме того, первая ось ординации объясняет около 12,1% изменчивости группировок коллембол, а первая и вторая оси вместе - 21,5 %. Результаты проведенного тестирования представлены на рис. 2.

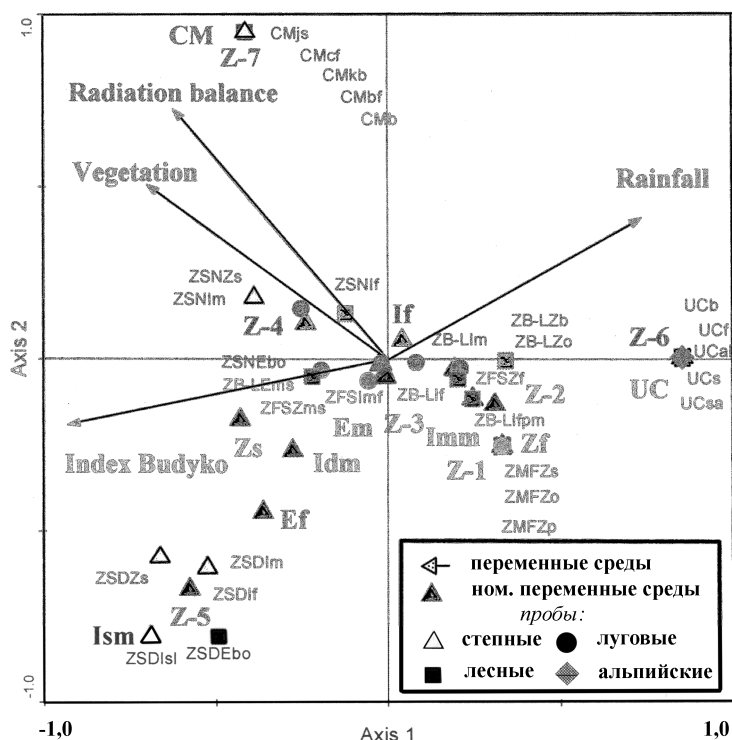


Рис. 2. Ординация исследованных биотопов в ССА-пространстве по отношению к ключевым экологическим факторам с использованием группировок коллембол. Модель среды тестирована методом поэтапного автоматического выбора (частичный эффект). Условные обозначения как на рис. 1.

Он показывает, что среди исследованных экологических факторов важнейшими (достоверными) в ординации исследованных группировок по таксономическому составу и относительной численности доминантных видов, являются климатические. Среди климатических факторов самыми существенными ($p < 0,05$), по результатам проведенного ССА-анализа, определены радиационный индекс сухости Будыко (RIB), среднегодовая сумма осадков (Arm_x) и среднемноголетнее значение радиационного баланса (Rb_{mn}). Существенное влияние на пространственное варьирование

параметров разнообразия коллембол имеет также длительность вегетационного периода (Vp-mn). Как показывает рисунок 3, переменные RIB и Armx не являются скорелированными и именно они определяют весь широтный градиент условий на исследованной территории (ось 1). Переменные Rb-mn и Vp-mn, напротив, являются тесно скорелированными и, потому, вектором «длительность вегетационного периода» можно пренебречь, поскольку этот биотический параметр априори зависит от радиационного баланса. Переменные Rb-mn и Vp-mn можно рассматривать как один вектор Rb-mn.

С биогеографической точки зрения одним из наиболее информативных климатических индексов признан радиационный индекс сухости Будыко, который оценивает меру доступной энергии [3]. В нашей работе также подтверждена перспективность использования этого показателя в исследованиях пространственного варьирования параметров разнообразия коллембол. С индексом Будыко лучше всего коррелируют группировки коллембол степной зоны, особенно те, которые принадлежат к сухостепной подзоне. Зато, группировки лесных зон и Карпат обнаружили отрицательную корреляцию с этим индексом. Со среднегодовой суммой осадков положительно скорелированы группировки коллембол лесных зон и Украинских Карпат и, соответственно, отрицательно - сухостепной подзоны. С показателем радиационного баланса больше всего связаны группировки Крымских гор, в меньшей степени - северо-степной подзоны, и отрицательно коррелируют исследованные группировки коллембол смешанно-лесной зоны. В соответствии с ключевыми климатическими переменными на рисунке 2 ординированы три основных типа группировок коллембол: зональные, интразональные и экстразональные.

Следовательно, такие три ключевые климатические переменные как RIB, Armx и Rb-mn, которые выбраны в процессе проведенного ССА-моделирования, достоверно объясняют основные причины пространственного варьирования таксономического состава и синэкологической структуры группировок коллембол и четко отображают широтный градиент климата на исследованной территории. Построена нами ССА-модель среды, которая включает эти климатические факторы, может объяснить 87,1% пространственной изменчивости группировок Collembola. Эти климатические переменные являются количественной мерой влияния таких важнейших макроклиматических факторов как температура и влажность, а их кумулятивное воздействие предопределяет явление, которое принято называть “эффект среды”.

Среди 68 доминантных видов коллембол лишь 16 обнаружили наибольшую вариабельность относительной численности в группе исследованных единиц (species fit > 40 %) и, потому, преимущественно они определяют пространственное распределение группировок в определенных ССА-координатах (рис. 3). Эти виды демонстрируют разные корреляции по отношению к семи основным центроидам Z1 - Z7, что представляют широтные зоны и горные регионы. В частности, из местообитаниями степной зоны (Z4-5) и соответственно радиационным индексом сухости Будыко положительно скорелированы такие доминантные виды как *M. hylophila*, *C. succinea*, *P. sakatoi*, из местообитаниями Крымских гор (Z7) и среднемноголетним значением радиационного баланса - *X. maritima*. С центроидой северо-степной подзоны (Z4) частично связан *I. anglicana*. Эти виды являются хорошими индикаторами сухих биотопов юга Украины, которые отрицательно коррелируют из хорошо увлажненными местообитаниями северных лесных зон и Карпат. Однако, большинство выделенных видов, несмотря на свою общую эврибионтность, обнаружили, наоборот, более тесные связи с равнинными лесными зонами (Z1-3), которые сформированы в условиях достаточного увлажнения. Наивысший уровень положительной корреляции с климатической переменной “среднегодовая сумма осадков” отмечено для *I. minor*,

M. minimus, *P. armata*, *F. penicula*.

Таким образом, проведенный анализ показал, что пространственные изменения климата, которые обуславливают широтную зональность и региональную мозаику экологических условий являются одной из важных причин распространения отдельных

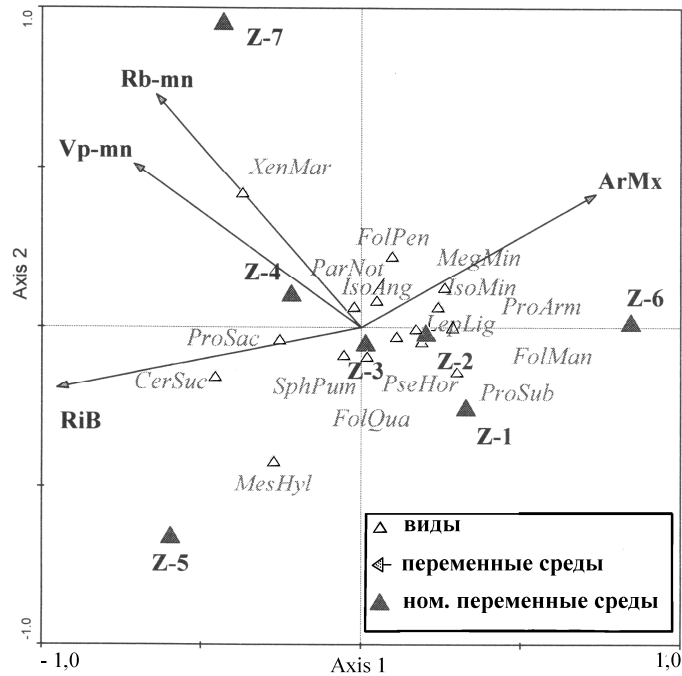


Рис. 3. Ординация доминантных видов коллембол в ССА-пространстве по отношению к ключевым климатическим факторам и типам зональных и регионально-горных условий. Символ вида спроектированный перпендикулярно на линию со стрелкой, которая отображает переменную среды, показывает экологический оптимум этого вида по отношению к значению данной переменной. Условные обозначения переменных как на рис. 1. Виды: *IsoMin* – *Isotomiella minor*, *FolMan* – *Folsomia manolachei*, *FolQua* – *Folsomia quadrioculata*, *FolPen* – *Folsomia penicula*, *ParNot* – *Parisotoma notabilis*, *ProSac* – *Protaphorura sakatoi*, *ProSub* – *Protaphorura subarmata*, *SphPum* – *Sphaeridia pumilis*, *XenMar* – *Xenylla maritima*, *MesHyl* – *Mesaphorura hylophila*, *CerSuc* – *Ceratophysella succinea*, *IsoAng* – *Isotoma anglicana*, *ProArm* – *Protaphorura armata*, *PseHor* – *Pseudosinella horaki*, *LepLig* – *Lepidocyrtus lignorum*, *MegMin* – *Megalothorax minimus*.

видов коллембол и пространственного варьирования синэкологической структуры их группировок. Пространственное варьирование параметров разнообразия коллембол на территории Украины определяется комплексом климатических факторов, среди которых значимыми являются такие меры тепла и влажности как среднегодовая сумма осадков, радиационный индекс сухости М.И. Будыко и среднегодовое значение радиационного баланса. Параметры разнообразия коллембол, что зависят от видового богатства лучше, чем показатели инвентаризационного разнообразия отображают пространственную изменчивость климата. Причем, именно группа доминантных видов коллембол отображает общие тенденции изменений в структуре всей группировки. В пределах класса коллембол разные таксоны демонстрируют индивидуальный характер варьирования разнообразия в зависимости от климатических факторов. При наличии общей тенденции изменения разнообразия класса коллембол на пространственное варьирование климата, реакции отдельных таксонов, существенно отличаются. Это

связано с разными предпочтениями видов по отношению к ключевым экологическим факторам (зона экологического оптимума отдельных видов находится в разных частях градиента действия фактора). Именно этой причиной, в первую очередь, определяется континуальное изменение синэкологической структуры исследованных группировок в широтно-зональном направлении. Полученные в ходе анализа “модели среды” можно использовать для прогнозирования часовой динамики параметров биоразнообразия под воздействием глобальных климатических процессов.

Литература

1. Бабенко А. Б. Коллемболы Арктики: структура фауны и особенности хорологии : автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. - М., 2005. – 48 с.
2. Морозова О. В. Таксономическое богатство флоры Восточной Европы: факторы пространственной дифференциации. – М.: Наука, 2008. – 328 с.
3. Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. – М.: Мысль, 1975. – 222 с.
4. Чернов Ю.И., Пенев Л.Д. Биологическое разнообразие и климат // Успехи современной биологии. - 1993. - 113, 5. - С. 515-531.
5. Penev L.D. Qualitative and quantitative spatial variation in soil wireworm assemblages in relation to climatic and habitat factors // Oikos. – 1992. – 63. – P. 180-192.
6. Penev L. Large-scale variation in carabid assemblages, with special reference to the local fauna concept // Annales Zoologici Fennici. - 1996. – 33. – P. 49-63.
7. Penev L., S.L. Esjunin, S.I. Golovatch. Species diversity versus species composition in relation to climate and habitat variation: a case study on spider assemblages (Aranei) of the East European oak forest // Arthropoda Selecta. – 1994.- 3, 1-2. – P. 65-99.
8. ter Braak, C. J. F., Verdonschot P. F. M. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology // Aquatic Sciences. – 1995. – 57. - P. 255–289.
9. Ulrich W., Fiera C. Environmental correlates of species richness of European springtails (Hexapoda: Collembola) // Acta oecologica. – 2009. – 35. – P. 45-52.

**СОВРЕМЕННАЯ ТЕНДЕНЦИЯ ДИНАМИКИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ
МАКРОЗООБЕНТОСА В АССОЦИАЦИЯХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ПРИБРЕЖНОЙ
АКВАТОРИИ ЧЕРНОГО МОРЯ
(MODERN TENDENCY OF DIVERSITY DYNAMICS OF
MACROZOOBENTHOS IN ALGAE ASSOCIATIONS OF BLACK SEA OFF-SHORE
AQUATORIUM)**

Киселева Г.А., Кучина Э.Г.

Таврический национальный университет им. В.И. Вернадского, г. Симферополь
e-mail: gkiselyova@mail.ru

Видовая структура и функциональное состояние черноморской экосистемы в последние годы испытывает существенные преобразования [6]. Это связано с мощной антропогенной нагрузкой (увеличившийся биогенный сток, многократное увеличение эвтрофикации, обеднение кислородом прибрежных акваторий и т.д.). В Черное море происходит активное вселение новых видов из других районов Мирового океана, которые существенно преобразуют прежнее нормальное функционирование коренной экосистемы. В период с 1995 по 2002 г. список видов вселенцев вырос с 26 до 140 [1].(табл. 1)

Таблица 1. Количество видов вселенцев, зарегистрированных в Черном море в последнее десятилетие

Год	ПВ	МФ	БП	Р	М	Всего
1995		1	15	10		26
1999	3	2	29	5		39
2000	7	3	30	13	5	58
2001	7	4	40	9	5	65
2002	29	38	53	15	5	140

Обозначения: ПВ – планктонные водоросли; МФ – макрофиты; БП – беспозвоночные; Р – рыбы; М – млекопитающие.

Серьезными конкурентами местной биоты явились гастропода *Rapana venosa*, пиленгас *Mugil soiuu* и др. Природный баланс черноморской экосистемы нарушило вселение североамериканского гребневика *Mnemiopsis leidyi* в начале 1980 г. Экономические потери только из-за снижения запасов хамсы были оценены в 240 млн. долларов в год [6]. Снижение прозрачности воды из-за эвтрофирования экосистемы прибрежной зоны приводит к угнетению зарослевых сообществ, в том числе заповедных акваторий. Изменения в составе водорослей неизбежно сказываются на видовом разнообразии и продуктивности сообществ беспозвоночных. Это соответственно может привести к изменению видового состава и снижению численности рыб, нерестилища которых приурочены к зарослям водорослей. По сравнению с другими зонами Черного моря район Карадагского природного заповедника характеризуется наибольшей полнотой и разнообразием донного населения.

Изучению фитофильной фауны прибрежной зоны Черного моря постоянно уделяется особое внимание. В зарослях макрофитов создаются благоприятные условия для обитания большого количества организмов самой разнообразной трофической

принадлежности, в связи с чем, в них сохраняются благоприятные условия для развития и нагула мальков. Структурно-функциональные показатели морского зообентоса в значительной степени определяются динамикой гидролого-гидрохимических факторов и жизненных циклов беспозвоночных. Прибрежные зарослевые сообщества первыми реагируют на незначительные нарушения, выступая тем самым элементарными биоиндикаторами [2,3,4].

В данной работе представлена часть многолетних исследований (2002 -2010 г.) по анализу видового разнообразия макрозообентоса, обитающего в зарослях водорослей на разных глубинах (0,5; 3; 6; 9 и 12 м) по 6 основным трансектам Карадагского побережья.

Видовой состав и распределение фитобентоса за последние годы претерпели существенные изменения. Повсеместно отмечается заиление грунтов, уменьшение прозрачности воды и угнетение макрофитов. На глубине 12 м полностью исчезли ассоциации доминирующих видов многолетней бурой водоросли рода цистозире (*Cystoseira crinita* (Desf.) Vory и *C. barbata* C.Ag.). На глубине 9 м водоросли мозаично распределены практически по всей изучаемой акватории. В настоящее время наиболее стабильными зонами с высоким видовым разнообразием гидробионтов и продуктивностью фитофильных сообществ являются глубины 6 - 3 м. Здесь менее сказывается действие прилива, сохраняются устойчивые ассоциации водорослей. Нами подтверждается тенденция к сукцессионным процессам, вызванным накоплением органики в прибрежной полосе и как следствие заилением донных грунтов. В 2008 – 2010 гг. зарегистрировано 29 видов макрофитов. При этом цистозировые заросли играющие субстратообразующую роль, не обнаружены в акватории скал Золотые ворота на глубинах 6 и 9 м, Левинсона Лессинга – по всем глубинам, у Кузьмичева камня – на глубинах 3-6-9 м. Следствием антропогенной эвтрофикации заповедной зоны является высокая степень встречаемости мезосапробной зеленой водоросли *Ulva rigida* C.Ag. Роль ульвы возросла и повсеместно формируются цистозирово - ульвовая и филлофорово - ульвовая ассоциации водорослей.

В зарослях водорослей среди беспозвоночных нами выявлено 121 вид макрозообентоса и эпифитона. Из них: Polychaeta - 28, Mollusca – 25, Crustacea – 38, прочие – 9 видов. В процентном соотношении бесспорно, доминируют ракообразные (38%), среди которых наиболее значимы по биомассе и количественной представленности бокоплавы. На глубинах 6 -12 м часто регистрируются единичные мелкие десятиногие раки (13 видов). Полихеты по видовому разнообразию достигают 27%, но в составе сообществ не дают высокой численности и биомассы. В их число входят седентарные и эррантные виды из 10 семейств. Наиболее часто отмечены полихеты из семейства Nereidae, которые являются ценным кормовым объектом для рыб. Видовое обилие моллюсков составляет 25%, но при этом они являются группой доминирующей по биомассе и численности. Основной вклад в биомассу эпифитона водорослей обеспечивают двустворчатые моллюски (8 видов) с преобладанием митилид. На твердых субстратах мелководья от причала до Сердоликовой бухты *Mytilaster lineatus* (Gm.) является руководящим видом. 15 видов брюхоногих моллюсков широко представлены по всем изучаемым зонам, достигая максимума на глубинах 6 - 12 м. Основной чертой зарослевых сообществ является наличие 2 – 3 доминантных и разнообразных редко встречающихся видов беспозвоночных с незначительной биомассой и численностью.

Наибольшее видовое разнообразие зарегистрировано нами на глубине 6 м в Сердоликовой бухте (27 видов) и у Кузьмичева камня (35 видов). На глубине 3 м максимальное число видов (38) отмечено в Пуццолановой бухте и 31 вид в Сердоликовой бухте. По всем остальным створам (Лягушачья бухта, Золотые ворота,

скала Левинсона Лессинга, Кузьмичевы камни) число найденных видов практически одинаково 20-23.

При отмечаемом антропогенном эвтрофировании происходит преобразование видового состава беспозвоночных. У берегов Карадага практически повсеместно исчезли мидии. Это связано не только с заилением грунтов и угнетением ассоциаций водорослей, но и активным выеданием мидий хищным брюхоногим моллюском – рапаной. Численность этого вида существенно увеличилась. Плотность и встречаемость другого вида митилид *Mytilaster lineatus* также изменяется. В 2002 г митиластер имел 100% встречаемость по всем глубинам и изучаемым зонам и достигал до 8636 экз./кг веса водорослей на глубине 9 м у Кузьмичевых камней. Сейчас отмечается угнетение популяций и этого вида – фильтраатора, обеспечивающего процессы естественного самоочищения водоема. В 2004 г максимальная численность митиластера составляла 1054 экз/кг. В 2006 г – 1410,5, а в июне 2008 г встречаемость митиластера по всем зонам исследования составила 75%, и плотность поселения в акватории Кузьмичевых камней на глубине 6 м - лишь 124,5 экз/кг.

Таблица 2. Многолетние изменения численности (экз/кг) некоторых видов бентоса в зарослях цистозиры в акватории Кузьмичевых камней

Виды	1955*	1981*	2002	2004	2006	2008
1. <i>Lucernaria campanulata</i>	13	0	6,14	28,3	14,2	0
3. <i>Rissoa splendida</i>	1196	784	72,15	320,4	122,9	6,86
4. <i>Tricolia pullus</i>	19	687	560	293	1346	17,7
5. <i>Cyclope donovani</i>	0	5	16,8	13,3	10,8	2,4
6. <i>Mytilaster lineatus</i>	66	5664	8636	1054	1410,5	124,5
7. <i>Caprella acanthifera ferox</i>	22	2221	210	160,7	214,3	33,1
8. <i>Jassa ocia</i>	0	0	200	0	87,3	3,43
9. <i>Synisoma capito</i>	0	39	41,6	10,1	10,6	1,71

*Данные Е.Б. Маккавеевой [5].

Следует констатировать уменьшение общего числа регистрируемых видов в зарослях водорослей по изучаемому региону. В 2008 г. обнаружено лишь 48 видов беспозвоночных. Уменьшилась встречаемость и продуктивность стенобионтных видов (*Rissoa splendida* Eichwald, *Tritaeta gibbosa* (Bate), *Caprella liparotensis* Haller), выпадают отдельные виды десятиногих раков и др. Чаше регистрируются эврибионтные виды и увеличивается частота встречаемости видов биоиндикаторов загрязнения (*Nephtys hombergii* (Savignii), *Cyclope donovani* Risso) и др.

В целом результаты проведенных исследований дают основание отметить важные закономерности функционирования сообществ макрозообентоса и эпифитона в зарослях водорослей. Регистрируемая гетерогенность фауны обусловлена многообразием экологических условий, способствующих процветанию разных фаунистических комплексов. Популяционные параметры и таксономический состав бентофауны подвергаются существенным перестройкам в зависимости от гидрологического режима, характера и степени эвтрофирования.

При загрязнении водоема наблюдается изменение видового состава биоценозов, их структуры и функционирования. При этом первоначально не происходит уменьшения видового разнообразия, но по мере накопления аллохтонной органики происходит замещение одних видов другими и резкое уменьшение их числа. Остаются лишь эврибионтные виды, способные существовать в условиях низкого содержания

кислорода и высокой концентрации растворенных и взвешенных органических веществ.

Литература

1. Александров Б.Г. Проблема переноса водных организмов судами и некоторые подходы к оценке риска новых инвазий // Морской экологический журнал. – Т. 3, № 1. – С. 5-17
2. Киселева Г.А., Гаголкина А.В., Борисенко Т.А. Структурно-функциональное биоразнообразие зообентоса зарослей цистозеры Карадагского побережья // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. Сб. науч. тр. – Вып.16. – Симферополь, ТНУ. – 2006. – С.73-76.
3. Киселева Г.А., Дикий Е.А. Состояние зооценозов в ассоциациях водорослей Карадагского заповедника // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. Сб. науч. тр. – Вып.18. – Симферополь, ТНУ. – 2008. – С.73-76.
4. Киселева Г.А., Дикий Е.А., Заклецкий А.А. Беспозвоночные в зарослях водорослей Карадагского природного заповедника // Карадаг 2009. Сб. науч. Тр., посвященный 95-летию Карадагской научной станции. – Севастополь. – 2009. – С. 366-376
5. Маккавеева Е.Б. Природа Карадага. К.: Наукова думка. – 1989. – С. 233-242.
6. Токарев Ю.Н., Еремеев В.Н., Шульман Г.Е. Биоразнообразие и биоресурсный потенциал черноморской экосистемы: современное состояние и прогноз // Морська гідробіологія. Наук.зап. Терноп. нац.пед. ун-ту. - Сер. Біол., 2010. - № 3 (44). – С. 282-289

**ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ И
РАСПРОСТРАНЕНИЯ РЕДЧАЙШЕЙ ОРХИДЕИ КРЫМА – КОКУШНИКА
ДЛИННОРОГОВОГО (*GYMNADENIA CONOPSEA* (L.) R. BR.)
(ECOLOGICAL AND BIOLOGICAL FEATURES OF THE DEVELOPMENT AND
DISTRIBUTION OF *GYMNADENIA CONOPSEA* (L.) R. BR.)**

Кобечинская В.Г., Ярош О.Б.

Таврический национальный университет им В.И.Вернадского
e-mail: valekohome@mail.ru

При сравнении флор разных регионов Украины по составу и разнообразию орхидей, из общего числа произрастающих в стране 65 видов, принадлежащих к 28 родов, наиболее широко они представлены в Крыму – 47 видов из 20 родов, приуроченные преимущественно к горам. В степи полуострова они не произрастают [5, 8].

К роду кокушник относится десять видов, произрастающих от севера таежной до субтропической зоны Европы, Азии и Северной Америки. У этого рода железки поллиниев не спрятаны в кармашки, а лежат открыто. На эту характерную особенность в строении цветка растений указывает и их название – в переводе с греческого оно значит «голая железа». Второй характерной особенностью рода кокушник является строение рыльца. Они не срастаются вместе, а отделены друг от друга и расположены не под клювиком, а по обеим сторонам нектарника [1,7]. Представитель этого рода - Кокушник комарниковый (*Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br) обитает в светлых лесах, на полянах, лугах, в зарослях кустарников во всех лесных районах Украины. Встречается как на равнинах, так и в горах, поднимаясь до 2400 м, в самых разнообразных условиях [1,4]. Ареал вида очень широк — в пределах лесной зоны он произрастает почти во всех районах европейской части России, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке [6, 9].

В отличие от иных территорий, в Крыму орхидея Кокушник комарниковый (*Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br) относится к редчайшим видам. Он упомянут в общем флористическом списке полуострова, но отсутствуют данные описания его биотопов обитания, ритмов сезонного развития, сведения о жизненном состоянии популяции и опылителях. Имеются единичные упоминания о произрастании Кокушника комарникового на Никитской яйле [8].

Поэтому представляет большой научный интерес изучение выявленных ценопопуляций данного вида, произрастающих на Долгоруковской яйле и в урочище Тырке, чему и были посвящены наши исследования. Долгоруковская яйла принадлежит к Главной гряде Крымских гор. Состоит из двух структурных массивов: нижнего 560-1025 м над ур. м., и верхнего, представленного возвышенностью Тырке-яйла - 1000-1287 м над ур. м., сложенных, в основном, мраморовидными известняками. Нами были выявлены 4 ценопопуляции этого вида на высотах 962- 980 м. н.у.м., крутизна склонов - 10–15°

Для характеристики фенологии развития орхидей обычно используются показатели сроков цветения, а для оценки процесса опыления – уровень плодообразования и видовой состав опылителей [3, 10]. Причисление определенных видов насекомых к реальным или потенциальным опылителям орхидей обычно производится на основании способности их извлекать из цветков орхидей поллинии [10, 12]

На Долгоруковской яйле были заложены 3 пробные площади, проведено геоботаническое описание фитоценозов с использованием стандартных

фитоценологических методов [2]. Определялась вертикальная структура сообщества, обилие видов, проективное покрытие, также был установлен полный флористический состав и общая биологическая продуктивность. На пробных площадях было проведено морфометрические замеры всех особей *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. Определялась высота растения, подсчитывалось количество розеточных и стеблевых листьев на соцветии. У генеративных побегов производился подсчет количества цветков в соцветиях. Для изучения динамики цветения Кокушника комарникового осуществлялись регулярные подсчеты соотношения бутонов, распустившихся цветков и завязавшихся плодов на контрольных участках. С целью получения сведений о сезонной динамике опыления отдельных особей орхидеи производился периодический просмотр цветков с фиксированием их состояния по эффективности работы опылителей. Для этого велся периодический подсчет бутонов, цветущих и отцветших цветков на промаркированных соцветиях с интервалом пять-семь дней в течение 3 лет наблюдений (2008-2010 гг).

В 2008 году на Долгоруковской яйле на трех пробных площадях, различных по своим условиям обитания, произрастало суммарно 47 экз. Кокушника комарникового. Первый участок имел 100% общее проективное покрытие и высокую видовую насыщенность (14экз/1м²), находится непосредственно вблизи у водоема. Средняя высота орхидеи Кокушник комарниковый (*Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br) составляла - 48,3 см (27-82см). Следует отметить значительные колебания, как по длине, так и по высоте соцветия. Длина соцветия данного вида варьировала от 7 до 20 см, средняя высота - 14,8 см. Количество цветков в соцветии колеблется от 30 до 80 штук, в среднем насчитывается 60 цветков. На втором пробном участке, который находится в 100 метрах от первого, орхидеи произрастают в сильном затенении у кромки дубового леса, что сказалось на средней высоте цветоносов этого вида, которые заметно сократились (42 см). Третий участок лежит на границе лесной поляны и нагорной луговой степи, которые испытывают периодический выпас (в 1,5 км размещается лесной кордон). На данной территории насчитывается наибольшее количество экземпляров Кокушника комарникового (15 экз), но отмечено резкое снижение средней высоты особей (38 см).

Общая продуктивность по участкам довольно высокая, достигая соответственно 13,7, 9,8 и 10,2 ц\га, но самые высокие показатели отмечены на первой площади. Важную роль также играет подстилка, достигая самых высоких показателей на 1 участке (30,5%), она является защитным слоем почвы от промерзания в зимний период, а весной и летом обеспечивает достаточной влагой орхидею. Вклад её на остальных учетных площадях в общую биологическую продуктивность значительно ниже (18,6% и 22,%). Также выявлено, что на уч.3 самый высокий показатель ветоши (34,7%), обусловленный обилием однолетников в сложении травостоя, завершающих свой цикл развития в конце июня, из-за нерегулярного сенокошения и выпаса.

Было замаркировано в 2008 г 40 цветущих и 7-мь ювенильных особей. Проведя ревизию популяции в 2009 году, выявили 32 генеративные орхидеи, 9-ть ушли во вторичный покой и 5-ть ювенильных особей.. В 2010 году было выявлено 31 экз. цветущих особей Кокушника комарникового, 16 экз. находились в летнем вторичном покое (40% от общего числа учтенных экз). Важной особенностью жизни орхидей является их способность переходить в состояние вторичного покоя, когда они уходят под землю. Иногда к подземному образу жизни переходит до 20-40% растений, составляющих ценопопуляцию. В течение 2, а то и 5 лет они не образуют стеблей и зеленых листьев, оставаясь вполне жизнеспособными и питаются за счет микоризных грибов. Чаще всего это происходит при возникновении каких – либо неблагоприятных

условий: сильной засухи, промерзание почвы, не меньшее воздействие оказывает и антропогенный фактор.

Сопряженный анализ климатических параметров температуры и осадков за изученные годы (в том числе и величина промерзания почвы) и один предшествующий (2007 г) установили существенное влияние их на развитие этого вида как по общему циклу развития и по динамике цветения, так и по уровню опыления цветков и разнообразию опылителей [11].

В 2009 году снизилась общая высота побегов Кокушника комарникового, т.к. в предшествующем году были низкие температуры в зимний период и сильное промерзание почвы из-за отсутствия обильного снежного покрова и низких запасов подстилки. Также на развитие высоты побегов, очевидно, повлияли и высокие температуры апреля – мая, которые также выступили ограничивающими факторами, что проявилось в уменьшении длины генеративных побегов. Показатели существенно снизились при варьировании от 25 см до 54 см, средняя длина орхидеи достигала - 45 см. Высота соцветия колебалась в пределах 9-17 см, средняя длина - 11 см.

В 2010 году по сравнению с сезоном 2009 года показатели высоты генеративных побегов практически не изменились при значительной схожести их климатических условий в течение всего периода произрастания вида..

Кокушник комарниковый - самая поздняя по началу развития орхидея Крыма, начиная его в начале мая, когда многие виды уже прошли свой цикл цветения или и приближаются к нему. Цветение длится с середины июня примерно 30-35 дней, а образование и созревание семян продолжаются с августа по начало сентября. С началом понижения температуры и первых заморозков в горах, в октябре этот вид уходит в состояние зимнего покоя. Следовательно, он типичный геоэфемероид с общей продолжительностью жизненного цикла всего 6-7 месяцев, а с учетом высокого процента особей, уходящих в состояние вторичного летнего покоя при остром дефиците влаги, особенно в начале вегетационного периода, не удивительна такая редкость этой орхидеи в горном Крыму и единичность нахождения его ценопопуляций

Острый дефицит влаги и низкие температуры в начале мая 2009 г сдвинули начало цветения вида почти на 1 неделю позже - на 3-ю декаду июня, эта динамика повторилась и в 2010 г. Острый дефицит влаги в 2009 году с июня по август (двухдневные ливневые дожди не внесли существенных коррективов накопления влаги в почве), а также очень высокая температура воздуха (до 40⁰ С и выше) и почвы привели к общему сокращению продолжительности цветения, уменьшили высоту побега и длину соцветия. За годы наблюдений преобладают соцветия с высотой 13 – 16 см. На основе обобщенных данных с трех участков наивысшие показатели соцветия отмечены в 2008 году (14 – 18 см) с последующем убыванием к сезону 2010 года на 15 – 20% в связи с вышеописанными климатическими параметрами. Большинство соцветий имеет высоту цветоноса, лежащую в пределах 12 – 17 см. Наиболее эффективное опыление (35– 45%) у соцветий с длиной - 11–13 см. Тем самым подтверждаются исследования о достаточно низком уровне опыления у данного вида. Следовательно, четко прослеживается зависимость между высотой соцветия и количеством опыленных цветков.

Проводя статистический подсчет опыленных и посещенных опылителями цветков в соцветии, в зависимости от времени распускания было выявлено, что наибольшее количество завязей приходится на первые 15 – 20 цветков. Период цветения одного цветка Кокушника комарникового составляет 10 – 13 дней, по истечению этого срока происходит его увядание.

По возрастному составу ценопопуляции, произрастающие на Долгоруковской яйле, являются полночленными.. В популяции Кокушника трудно различить

виргинильные и временно не цветущие особи, поэтому их объединяют в одну группу - вегетативных растений. По таким биометрическим параметрам как: количество листьев (5 – 6 шт.) и длина листовой пластины (10,2 – 21 см), число жилок (6 шт.) можно легко разграничить генеративные особи от ювенильных. Ширина листовой пластины не является четким маркером при оценке возрастного спектра ценопопуляции этого вида.

Опыт по экспериментальной пересадке в городскую среду в августе 2007 г 10 экз. этого вида, взятых в урочище Тырке, и последующие наблюдения за данным видом выявил следующее. Общая продолжительность сроков цветения не изменилась, но сдвинулись сроки начала цветения на 7 – 10 дней раньше, по сравнению с природными биотопами. Существенно уменьшилась длина цветоноса (на 5 - 7см) и высота соцветия (на 6–8 см). В связи с тем, что этот вид имеет узко специализируемых опылителей, которые отсутствуют в городской среде, то уровень опыления был очень низким (3 - 5%).

Этот вид достаточно чувствителен к пересадке, о чем свидетельствует большое количество экземпляров, уходящих во вторичный покой (до 25%). При сохранении внешнего декора и аромата цветов, существенно снижаются его биоморфологические показатели. Анализ адаптационных возможностей данного вида к пересадке в условиях городской среды позволил отметить, что этот вид в целом сохранил свою декоративность и он может быть рекомендован для цветочной экспозиции в ботанических садах, как перспективный в интродукционной практике.

Литература

1. Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В, Самсонов С.К. Орхидеи нашей страны. – М.: Наука, 1991. – 224 с
2. Воронов А.Г. Геоботаника – М.: Высшая школа, 1973. – 384 с.
3. Вульф Е.Ф. Флора Крыма. – Ялта.: ГНБС, 1930. – 125 с.
4. Голубев В.Н., Русина Г.Ф. Современное состояние популяции орхидных на северном макросклоне Крымских гор и их охрана // Охрана и культивирование орхидей. – М.: Наука, 1986. – С. 35-37
5. Голубев В.Н., Ена А.В., Сазонов А.В. Списки видов биоты, рекомендуемых для включения в Красную книгу Крыма. Высшие сосудистые растения // Вопросы развития Крыма. – Симферополь: Таврия-Плюс, 1999. – Вып. 13. – С. 80-117.
6. Дидух Я. П. Некоторые аспекты изучения популяций орхидных в связи с вопросами их охраны // Охрана и культивирование орхидей. – Киев: Наукова думка, 1983. – С. 31-33.
7. Жизнь растений. Т.6. Цветковые растения / Под ред. А.Л. Тахтаджяна.- М.: Просвещение – 1982. – С. 542.
8. Лукс Ю.А. Классификация орхидей флоры Крыма по категориям редкости // Бюл. Гос. Никит. Ботан. Сада. – 1978. – Вып.3.-С.15-18.
9. Собко В.Г. Орхідеї України //Київ.: Наукова думка. – 1989. – С.117-125.
10. Назаров В.В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: Автореф. дис... канд. биол. наук: 03.00.05 / Бот. ин-т им. В.Л. Комарова РАН. – СПб: РАН, 1995. – 26 с.
11. Сверкунова Н.В., Шабашева Н.Е., Кобечинская В.Г. Биотопические особенности произрастания орхидеи Кокушника комарникового (*Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br) на Долгоруковской яйле // Материалы Междунар. науч. конф. «Ломоносов-2010» - Севастополь: МГУ. – 2010. – С. 301-302.
12. Nilsson L.A. Anthecology of *Orchis morio* (*Orchidaceae*) at its Outpost in the North // Nova acta regiae societatis scientiarum Upsaliensis. – Stockholm: Uppsala, 1984. – Ser. V: C. Vol. 3. – P. 167-179.

TAXONOMIC STUDIES ON THE GENUS *ISOTOMURUS* BÖRNER, 1903 (COLLEMBOLA, ISOTOMIDAE) IN POLAND

Konikiewicz Marta, Skarżyński Dariusz

Department of Biodiversity and Evolutionary Taxonomy, Zoological Institute,
Wrocław University, Przybyszewskiego 63/77, 51-148 Wrocław, Poland
e-mail: mkonikiewicz@eko.org.pl, hypogast@biol.uni.wroc.pl

The cosmopolitan genus *Isotomurus* Börner, 1903 comprises 70 mostly hygrophilous species in the world fauna [1]. Members of the genus inhabit different kinds of wet sites: meadows, bogs, shores of lakes, banks of mountains brooks rivers and streams. Only a few species live in rather dry biotopes [5].

This taxon is characteristic for the presence of trichobothria. When trichobothria are lost as a result of preparation such the specimen is almost indistinguishable from *Desoria* sp. Some morphological features of adult individuals are treated as clearly diagnostic and taxonomically important: tibiotarsal macrochaetae longer than claws, numerous short serrated body setae, 7-10 proximal and 4 + 4 basomedian setae on labium, and also structure of the dens and mucro. They allow to exclude representatives of the genera *Isotoma* Bourlet, 1839 and *Desoria* Nicolet in Desor, 1841 [5].

Due to highly variable chaetotaxy and color patterns *Isotomurus* is one of the most mysterious genus in the whole family Isotomidae. Taxonomic revisions were tried many times. Stach in 1947 [6] revealed the presence of only 6 species in the world fauna based on morphological features, including the most controversial *I. palustris* (Müller, 1776) with 7 color forms. In discussion he also included many other viewpoints about their taxonomic position.

In the 1990s Italian research team based on genetic and ecological studies raised 3 varieties from the “palustris group” to the species rank and described some new species [2, 3, 4]. Nevertheless their biological identity and taxonomic status are still strongly debatable. Except ambiguous color differentiation there is no clear diagnostic character useful in species identification.

Recent studies conducted in Poland revealed existence of populations consisted of variably colored specimens which can be identified using modern keys as different species. In some cases determination was impossible because of the specimen’s intermediate coloration. Each population was collected from small sample taken from homogeneous microhabitat. It points on lack of clear correlation between body coloration and ecological preferences.

Till now only 4 species of the genus *Isotomurus* were known from Poland: *I. palliceps* (Uzel, 1891), *I. palustris*, *I. plumosus* Bagnall, 1940 and *I. stuxbergi* (Tullberg, 1876) [6, 7]. However preliminary studies conducted in SW Poland showed the presence of 7 species in this area [*I. balteatus* (Reuter, 1876), *I. fucicolus* (Schött, 1893), *I. gallicus* Carapelli et al., 2001, *I. palustris*, *I. plumosus*, *I. pseudopalustris* Carapelli et al., 2001, *I. unifasciatus* Börner, 1901]. Undoubtedly faunistic studies in other Polish regions will add next species into the checklist. Review of neighbor countries literature suggests possible occurrence of *I. alticolus* (Carl, 1899), *I. antennalis* Bagnall, 1940 and *I. maculatus* (Schäffer, 1896) in Poland.

Frequent problems with identification of individuals with unclear morphological characters induced us to undertake laboratory crossings (hybridization) and genetic studies (COI barcoding). Presently breeding experiments are in progress, and alcoholic material useful for genetic analyses is collected.

References

1. Bellinger P., Christiansen, K.A., Janssens, F. Checklist of the Collembola of the World. Available from: <http://www.collembola.org>.
2. Carapelli A., Fanciulli P.P., Frati F., Dallai R. Genetic differentiation of six sympatric species of *Isotomurus* (Collembola, Isotomidae); Is there any difference in their microhabitat preference? // *Eur. Journal Soil Biologie.* – 1995. – 31. – pp 87-99.
3. Carapelli A., Frati F., Fanciulli P.P., Dallai R. Taxonomic revision of south-western, European species of *Isotomurus* (Collembola, Isotomidae), with description of four new species and designation of the neotype for *I.palustris*. // *Zoologica scripta.* – 2001. – 34. – pp 115-143.
4. Carapelli A., Frati F., Fanciulli P.P., Nardi F., Dallai R. Assessing species boundaries and evolutionary relationships in a group of south-western European species of *Isotomurus* (Collembola, Isotomidae) using allozyme data. // *Zoologica Scripta.* – 2004. – 34. – pp 71-79.
5. Potapov M. Synopses on Palearctic Collembola. Isotomidae. Staatliches Museum für Naturkunde Görlitz, 2001. – pp 318-143.
6. Stach J. The Apterygotan fauna of Poland in the relation of the world fauna of this group of Insects. Family: Isotomidae. *Acta monographica Musei Historiae Naturalis.* Kraków, 1947.
7. Sterzyńska M., Pomorski R. J., Skarżyński D., Sławska M., Smolis A., Weiner W. M. Skoczogonki (Collembola) [in] *Fauna Polski - charakterystyka i wykaz gatunków* (Bogdanowicz, W. et al. Red). Muzeum i Instytut Zoologii PAN w Warszawie, 2007. – pp 401-415.

**ОПЫТ ПОЛНОЙ ИНВЕНТАРИЗАЦИИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ НА
ОГРАНИЧЕННОМ УЧАСТКЕ ЗЕМНОЙ ПОВЕРХНОСТИ
(CASE STUDY OF THE COMPLETE BIODIVERSITY INVENTORY ON THE
PARTICULAR SITE)**

Краснова Е.Д., Чесунов А.В., Калякина Н.М., Бубнова Е.Н.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва

Одним из итогов более чем семидесяти лет работы Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова стал каталог биоты окрестностей биостанции (Чесунов и др., 2008). Он включает животных, растений, грибы, лишайники и микроорганизмы из всех сред обитания: моря, пресных водоемов, суши, как свободноживущие, так и паразитические, зарегистрированные в окрестностях биостанции на участке площадью около 40 кв. км. В составлении списков принял участие 71 специалист. Принципиальное отличие этого каталога от многих других – отказ от экстраполяций. В нем обозначены только те виды, которые реально встречены и только на этом участке, хотя данные есть по значительно большей территории и акватории. Это первый в России каталог, охватывающий одновременно и морские, и сухопутные местообитания, и при этом все таксоны от прокариот до высших растений и животных.

В окрестностях Беломорской биостанции МГУ зарегистрировано 6008 видов живых организмов: 46 видов бактерий, 104 вида цианобактерий, 462 вида нефотосинтезирующих простейших, 816 видов грибов и грибоподобных (в том числе несколько отделов организмов, в просторечии называемых слизевиками), 168 видов лишайников, 1413 видов водорослей, 650 видов высших растений, 2349 видов многоклеточных животных (включая 823 вида насекомых и 230 видов позвоночных). При том, что площадь биотических исследований составляет всего 0,0 000 078% поверхности планеты, биота ББС составляет 0,34% от общего числа известных науке видов (Groombridge et. al., 2000).

Исследованный участок представляется очень богатым и одним из наиболее изученных участков планеты, особенно если учесть, что по направлению к полюсам разнообразие биоты должно уменьшаться. В некоторых таксономических группах биологическое разнообразие на ББС существенно выше. Это относится к Prokarya (включая Cyanobacteria), которые в районе ББС составляют 2,5%, тогда как на всей планете – лишь 0,20% всех видов живых организмов, Protocista (включая водоросли и зооспоровые грибы), которых на ББС 34,85% против 4,6%, грибам, которые, вместе с лишайниками составляют в окрестностях ББС 12,73% от всего общего числа видов против 4,1% в мировой биоте. Зарегистрированное высокое видовое разнообразие «низших растений», с одной стороны, говорит о хорошей изученности данного участка, а с другой – указывает на особую его значимость в плане поддержания биологического разнообразия и перспективность для включения его в реестр ключевых ботанических территорий (Important Botanical Areas) (Андерсон, 2003) по критерию биоразнообразия низших растений. Таких участков во всем мире пока выделено очень мало.

Высшие растения на ББС тоже очень хорошо изучены, составлен конспект флоры и издан определитель сосудистых растений [4]. В общем списке видов ББС на долю высших растений приходится 10,8% биоразнообразия, что мало отличается от их доли в мировой биоте (15,4%). Проверка полноты наших данных с использованием эмпирического индекса, предложенного английским микологом Дэвидом Хоксвортом (Hawksworth, 1991), показала, что никаких диспропорций в разнообразии крупных

таксонов растений, в окрестностях ББС нет. Соотношение числа видов сосудистых растений к числу видов грибов здесь 1:1,44, что хорошо вписывается в диапазон, известный для других районов мира, где хорошо изучена флора (1:1,4-1,6).

Наземные позвоночные также достаточно полно изучены: число видов птиц и млекопитающих примерно такое же, как в хорошо изученном на этот предмет Кандалакшском заповеднике, расположенном по соседству с ББС (Корякин, 2009). А списки амфибий и рептилий ББС и заповедника вообще совпадают.

Другие группы организмов, в частности, многоклеточные животные, на ББС составляют всего 39,1%, что почти вдвое меньше их доли в глобальной биоте (75,7%), и это, вероятнее всего, указывает на их недостаточную изученность. Это не касается главного объекта нашей биостанции – морских беспозвоночных. И, если число их видов не так уж велико, то велико число таксонов высокого ранга. Из двух аспектов биологического разнообразия: разнообразия видов и разнообразия планов строения, который отражается на числе таксонов более высокого ранга, в частности – классов и типов, первый лидирует на суше, а второй – в море. Из 34 установленных типов многоклеточных животных, в районе ББС имеются представители 22 типов. Сравнивая полученные списки с другими данными о фауне Белого моря, мы обнаруживаем, что на небольшой акватории района ББС сосредоточен 61% фауны всего Белого моря. Недостаток многоклеточных животных в каталоге биоты ББС объясняется плохой изученностью фауны насекомых. В планетарной биоте они составляют 56,4%, а на ББС МГУ – всего 14%.

Анализ списков Каталога вскрыло и другие «белые пятна» в изучении биоразнообразия этого участка: совершенно не оказалось данных по таким большим группам как пресноводные и почвенные инфузории, бесцветные свободноживущие и симбиотические жгутиконосцы и голые амёбы. Ничтожно (по отношению к реальному разнообразию) число видов идентифицированных прокариот (кроме сине-зелёных водорослей). В фауне ББС плохо изучены сухопутные беспозвоночные – так, практически нет сведений о почвенных нематодах, многоножках, недостаточно известны клещи и другие паукообразные (есть данные только супралиторальных пауках), крайне непропорционально исследованы отряды крылатых насекомых. Почти не изучена почвенная фауна.

Можно сопоставить количество видов организмов, зарегистрированных на ББС МГУ, с видовым разнообразием Кандалакшского государственного природного заповедника, беломорская часть которого расположена в той же климатической зоне, что и биостанция, а заповедный остров Великий вплотную с нею граничит. К настоящему времени на всей территории заповедника (включая его баренцевоморские участки) выявлено более 9 тысяч видов организмов (Корякин, 2009), и, полагают, что это лишь около 40% от действительного числа видов. Существенно большее число видов в заповеднике объясняется не только величиной и разбросом его территории, но и лучшей изученностью некоторых групп, в частности – почвенной фауны и наземных членистоногих.

Данные, собранные в Каталоге, позволяют анализировать биологическое разнообразие разных сред жизни, поскольку участок включает разные биотопы. На морские виды здесь приходится 41%, на пресноводные — 17%, на сухопутные — 37%, а остальные обнаруживаются сразу в двух-трёх основных биотопах. В глобальной биоте доля наземных (сухопутные+пресноводные) видов существенно больше — 85% (против 58 на ББС), и отклонение от этой пропорции объясняется морской специализацией биостанции.

Для 104 видов организмов окрестности ББС являются типовым местообитанием, так как они впервые описаны именно здесь. Большинство из них – микроскопические

многоклеточные животные, относящиеся к слабо изученной категории морской мейофауны: свободноживущие нематоды (25 видов) и ракообразные (23 вида, преимущественно гарпактикоидные копеподы). Далее следуют инфузории (17 видов, преимущественно морские интерстициальные), солнечники (6 видов), грибы (в широком смысле, с грибоподобными организмами, 5 видов), грегарины (5 видов), фораминиферы (4 вида), полихеты (4 вида), бактерии (4 вида), морские моллюски (3 вида), энтопрокты (2 вида), зелёные водоросли (2 вида), высшие растения (2 вида), киноринхи (1 вид), коловратки (1 вид, паразит супралиторальных олигохет). Среди новых видов есть представители новых родов (полихеты, тантулокариды) и семейств (копеподы, нематоды), а также такие необычные жизненные формы, как полихеты *Asetocalamyzas* (который сначала был описан как новый вид и род необычных эктопаразитических полихет, а позже оказался карликовым самцом, паразитирующем на самке своего вида), загадочные планктонные ракообразные-фасетотекты *Hansenocaris* с неизвестной взрослой стадией, нематоды, обитающие в толще морского льда или паразитирующие в фораминиферах и в других нематодах. Таким образом, район ББС заслуживает всемерного внимания и бережного отношения еще и потому, что является типовым локалитетом для множества видов из разных царств, некоторые из которых представляют уникальные биологические феномены.

Когда каталог вышел в свет, многие специалисты выразили готовность дополнить его своими данными. Более того, такие списки уже начали поступать. В 2010 году мы создали электронную версию каталога на сайте: <http://biota.wsbs-msu.ru/wiki/index.php>, пополняемую и оперативно редактируемую. Благодаря этому электронному ресурсу, за прошедший год Каталог пополнился двумя десятками видов. А в нынешнем году у электронного каталога появится еще и англоязычная версия.

Работа поддержана грантом РФФИ: 09-04-01212.

Литература

1. Андерсон Ш. Идентификация ключевых ботанических территорий. Руководство по выбору участков в Европе и основа развития этих правил для всего мира // М.: Представительство Всемирного союза охраны природы (IUCN) для России и стран СНГ, 2003. – 40 с.
2. Каталог биоты Беломорской биологической станции МГУ / под ред. Чесунова А.В., Калякиной Н.М., Бубновой Е.Н. / М.: Т-во научных изданий КМК, 2008. – 384 с.
3. Корякин А.С. Биоразнообразие Кандалакшского заповедника: текущая информация 2009 г. // Сохранение биологического разнообразия наземных и морских экосистем в условиях высоких широт: Материалы Международной научно-практической конференции. Мурманск, 13-15 – апреля 2009. Мурманск: МГПУ, 2009. С. 126-129.
4. Соколов Д.Д., Филин В.Р. Определитель сосудистых растений окрестностей Беломорской биологической станции Московского университета. Учебное пособие для студентов-биофизиков физического факультета МГУ. – М.: НЭВЦ ФИПТ, 1996. – 170 с.
5. Groombridge B., Martin D.J. World Atlas of Biodiversity. Earth's Living Resources in the 21st Century // University of California Press, 2000. 340 pp.
6. Hawksworth D.L. The fungal dimension of biodiversity: Magnitude, significance and conservation // Mycol. Res., vol. 95, № 6, 1991. Pp. 641-655.

**ЕПІГЕЙНІ МОХОПОДІБНІ ЗАПЛАВ БАСЕЙНУ ЗАХІДНОГО БУГУ
(EPIGEOUS BRYOBIONTA FOR THE FLOOD-LANDS OF THE WESTERN BUG
RIVER BASIN)**

Кузярін О.Т.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
e-mail: kuzyarin@gmail.com

Враховуючи актуальність та важливе наукове значення інвентаризації та аналізу сучасного поширення фітобіоти в межах річкових екокоридорів, метою нашого дослідження було визначити систематичний склад епігейних мохоподібних заплав української частини басейну Західного Бугу, вивчити частоту трапляння та фітоценотичну приуроченість видів, проаналізувати розподіл їх за еволюційно-географічними елементами і гідроморфами.

Матеріал і методика досліджень.

Дослідження епігейних мохоподібних проводили впродовж 2001-2011 років в межах заплав української частини басейну Західного Бугу. Під час збору польового матеріалу (фітосозологічні описи, гербаризація) та камерального етапу (ідентифікація зразків мохоподібних та рослинних угруповань, розподіл бріобіоти за частотою (класами) трапляння, гідроморфами тощо) застосовано відомі визначники та класичні ботанічні, геоботанічні методики [1-4, 8, 9]. зведений список мохоподібних для досліджуваної території складено на підставі польових (всього зібрано, ідентифіковано та передано до бріологічного гербарію Державного природознавчого музею НАН України понад 700 зразків мохоподібних), фрагментарних літературних [1-4, 7, 10] та гербарних [LWS] даних згідно з сучасною таксономією [6, 12]. Для видів, непідтверджених за польовими даними, в дужках наведено посилання на літературне джерело або гербарій.

Результати досліджень

Укладений список мохоподібних для досліджуваної території налічує 106 видів, що належать до 63 родів, 31 родини, 13 порядків, 5 класів та 2 відділів. З них переважають представники відділу Bryophyta (96 видів), натомість відділ marchantiophyta представлений лише 10 видами.

Список епігейних мохоподібних заплав басейну Західного Бугу

BRYOBIONTA	Jungermanniopsida
MARCHANTIOPHYTA	Fossombroniales
Marchantiopsida	<u>Pelliaceae Klinggr.</u>
Marchantiales	6. <i>Pellia epiphylla</i> (L.) Corda
<u>Marchantiaceae (Bisch.) Lindley</u>	Metzgeriales
1. <i>Marchantia polymorpha</i> L.	<u>Aneuraceae Klinggr.</u>
<u>Conocephalaceae</u>	7. <i>Aneura pinguis</i> (L.) Dum.
2. <i>Conocephalum conicum</i> (L.) Wigg.	Jungermanniales
<u>Ricciaceae Reichenb.</u>	<u>Geocalycaceae Klinggr.</u>
3. <i>Riccia fluitans</i> L. emend. Lorbeer	8. <i>Lophocolea heterophylla</i> (Schrad.)
4. <i>R. glauca</i> L.	Dumort.
5. <i>Ricciocarpus natans</i> (L.) Corda in Opiz	<u>Cephaloziaceae Migula</u>
9. <i>Cephalozia bicuspidata</i> (L.) Dumort.	Pottiales

Cephaloziellaceae Douin

10. *Cephaloziella rubella* (Nees) Warnst.

BRYOPHYTA

Sphagnopsida

Sphagnales

Sphagnaceae Dumort.

11. *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw.

12. *S. fallax* (H.Klinggr.) H.Klinggr.

13. *S. fimbriatum* Wilson

14. *S. palustre* L.

15. *S. papillosum* Lindb.

16. *S. squarrosum* Crome

17. *S. subsecundum* Nees

18. *S. teres* (Schimp.) Ångstr.

Polytrichopsida

Polytrichales

Polytrichaceae Schwägr.

19. *Atrichum angustatum* (Brid.) Bruch & Schimp.

20. *A. undulatum* (Hedw.) P.Beauv.

21. *Polytrichastrum formosum* (Hedw.) G.L.Sm.

22. *P. longisetum* (Sw.ex Brid.) G.L.Sm.

23. *Polytrichum commune* Hedw.

24. *P. juniperinum* Hedw.

25. *P. piliferum* Hedw.

26. *P. strictum* Menzies ex Brid.

Bryopsida

Funariales

Funariaceae Schwägr.

27. *Funaria hygrometrica* Hedw.

28. *Physcomitrium eurystomum* Sendtn.

29. *P. pyriforme* (Hedw.) Bruch & Schimp.

Grimmiales

Grimmiaceae Arn.

30. *Racomitrium canescens* (Hedw.) Brid.

Dicranales

Fissidentaceae Schimp.

31. *Fissidens adianthoides* Hedw.

Ditrichaceae Limpr.

32. *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid.

Dicranaceae Schimp.

33. *Dicranella cerviculata* (Hedw.) Schimp.

34. *D. heteromalla* (Hedw.) Schimp.

35. *Dicranum bonjeanii* De Not.

36. *D. polysetum* Sw. ex anon.

37. *D. scoparium* Hedw.

Leucobryaceae Schimp.

38. *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid.

67. *Drepanocladus aduncus* (Hedw.)

Pottiaceae Schimp., nom. cons.

39. *Barbula convoluta* Hedw.

40. *B. unguiculata* Hedw.

41. *Henediella heimii* (Hedw.) R.H.Zander [10]

42. *Phascum cuspidatum* Hedw.

43. *Syntrichia ruralis* (Hedw.) F.Weber & D.Mohr

44. *Weissia controversa* Hedw.

Splachnales

Meesiaceae Schimp.

45. *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wilson

Bryales

Bartramiaceae Schwägr.

46. *Philonotis fontana* (Hedw.) Brid.

47. *P. marchica* (Hedw.) Brid.

Bryaceae Schwägr.

48. *Bryum argenteum* Hedw.

49. *B. caespiticium* Hedw.

50. *B. capillare* Hedw.

51. *B. creberrimum* Taylor

52. *B. pseudotriquetrum* (Hedw.) P.Gaertn. et al.

53. *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb.

54. *P. wahlenbergii* (F.Weber & D.Mohr) A.L.Andrews

Cinclidiaceae Kindb.

55. *Rhizomnium punctatum* (Hedw.) T.J.Kop.

Plagiomniaceae T.J.Kop.

56. *Plagiomnium affine* (Blandow ex Funck) T.J.Kop.

57. *P. cuspidatum* (Hedw.) T.J.Kop.

58. *P. elatum* (Bruch & Schimp.) T.J.Kop.

59. *P. ellipticum* (Brid.) T.J.Kop.

60. *P. undulatum* (Hedw.) T.J.Kop.

Aulacomniaceae Schimp.

61. *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr. Hypnales

Fontinalaceae Schimp.

62. *Fontinalis antipyretica* Hedw.

Climaciaceae Kindb.

63. *Climacium dendroides* (Hedw.) F.Weber & D.Mohr

Amblystegiaceae Kindb.

64. *Amblystegium serpens* (Hedw.) Schimp.

65. *Campylium stellatum* (Hedw.) Lange & C.E.O.Jensen

66. *Campyliadelphus elodes* (Lindb.) Kanda

88. *Brachythecium albicans* (Hedw.) Schimp.

- Warnst.
68. *D. polygamus* (Schimp.) Hedenäs
69. *Hamatocaulis vernicosus* (Mitt.) Hedenäs
70. *Hygroamblystegium humile* (P.Beauv.) Vanderp., Goffinet & Hedenäs
71. *H. varium* (Hedw.) Mönk.
72. *Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst.
73. *Palustriella commutata* (Hedw.) Ochyra
74. *Pseudocalliergon lycopodioides* (Brid.) Hedenäs
75. *P. trifarium* (F.Weber & D.Mohr) Loeske [10]
76. *Tomentypnum nitens* (Hedw.) Loeske
Calliergonaceae (Kanda) Vanderp., Hedenäs, C.J.Cox & A.J.Shaw
77. *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb.
78. *C. giganteum* (Schimp.) Kindb.
79. *Scorpidium cossonii* (Schimp.) Hedenäs
80. *S. scorpioides* (Hedw.) Limpr. [10]
81. *Straminergon stramineum* (Dicks. ex Brid.) Hedenäs
82. *Warnstorfia exannulata* (Schimp.) Loeske
83. *W. fluitans* (Hedw.) Loeske [LWS]
Thuidiaceae Schimp.
84. *Abietinella abietina* (Hedw.) M.Fleisch.
85. *Thuidium assimile* (Mitt.) A.Jaeger
86. *T. recognitum* (Hedw.) Lindb.
Brachytheciaceae Schimp.
87. *Brachytheciastrum velutinum* (Hedw.) Ignatov & Huttunen
89. *B. campestre* (Müll.Hal.) Schimp.
90. *B. glareosum* (Bruch ex Spruce) Schimp.
91. *B. mildeanum* (Schimp.) Schimp.
92. *B. rivulare* Schimp.
93. *B. rutabulum* (Hedw.) Schimp.
94. *B. salebrosum* (Hoffm. ex F.Weber & D.Mohr) Schimp.
95. *Eurhynchium angustirete* (Broth.) T.J.Kop.
96. *Oxyrrhynchium hians* (Hedw.) Loeske
97. *Pseudoscleropodium purum* (Hedw.) M.Fleisch.
98. *Sciuro-hypnum oedipodium* (Mitt.) Ignatov & Huttunen
99. *S.-h. starkei* (Brid.) Ignatov & Huttunen
Hypnaceae Schimp.
100. *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske
101. *Ctenidium molluscum* (Hedw.) Mitt.
102. *Hypnum cupressiforme* Hedw.
103. *Isothecium alopecuroides* (Lam. ex Dubois) Isov.
Hylocomiaceae (Broth.) M.Fleisch.
104. *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp.
105. *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt.
106. *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst.

Провідні родини (таблиця) охоплюють 76 видів, що дорівнює 71,4% від загальної кількості епігейних мохоподібних заплав басейну Західного Бугу. Вони є типовими для Голарктики політипними родинами [5]. За складом провідних родин епігейні мохоподібні досліджуваної території відповідають синантропізованому варіанту еколого-топологічної бріофлори лісових рівнинних районів Палеарктики (сильвапалеарктичного типу) з панівною роллю бореальних та неморальних видів з таких родин, як Sphagnaceae, Polytrichaceae, Dicranaceae, Plagiomniaceae та Hypnaceae. Чисельна перевага видів родини Amblystegiaceae є характерною рисою для перезволожених територій (гумідних областей Голарктики). Натомість наявність значної кількості видів родини Brachytheciaceae можна пояснити істотною трансформацією заплавних біотопів унаслідок каналізації русел річок, осушувальної меліорації, побудови дамб та дії інших антропогенних чинників, що певною мірою призвело до ксерофітизації та синантропізації рослинного покриву.

До провідних родів епігейних мохоподібних належать: *Sphagnum* (8 видів; 7,5%), *Brachythecium* (7 видів; 6,6%), *Bryum*, *Plagiomnium* (по 5; 4,7), *Polytrichum* (4; 3,8) та *Dicranum* (3 види; 2,8%). Роди *Atrichum*, *Barbula*, *Calliergon*, *Drepanocladus*, *Dicranella*, *Hygroamblystegium*, *Philonotis*, *Physcomitrium*, *Pohlia*, *Polytrichastrum*, *Pseudocalliergon*, *Riccia*, *Sciuro-hypnum*, *Scorpidium*, *Thuidium* та *Warnstorfia* налічують по 2 (1,9%), решта родів – по одному виду.

Таблиця. Провідні родини епігейних мохоподібних заплавних фітосистем

Родини	Види			Роди		
	кількість	%	місце	кількість	%	місце
Amblystegiaceae	13	12,3	1-2	10	15,9	1
Brachytheciaceae	13	12,3	1-2	6	9,5	2
Polytrichaceae	8	7,5	3-4	3	4,8	6
Sphagnaceae	8	7,5	3-4	1	1,6	9-10
Calliergonaceae	7	6,6	5-6	4	6,3	4-5
Bryaceae	7	6,6	5-6	2	3,2	7-8
Pottiaceae	6	5,7	7	5	7,9	3
Dicranaceae	5	4,7	8-9	2	3,2	7-8
Plagiomniaceae	5	4,7	8-9	1	1,2	9-10
Нурпнасеае	4	3,8	10	4	6,3	4-5
Разом	76	71,7	-	38	60,3	-

Серед мохоподібних досліджуваної території переважають види бореального та неморального еволюційно-географічних елементів (рис.). Значна представленість видів космополітного елемента (14 видів; 13,2%) свідчить про істотні антропогенні зміни заплавних фітоценозів.

За зволоженістю субстрату переважають представники таких екоморф, як гігрофіти (32 види або 30,2%), мезофіти (26; 24,5), мезогігрофіти та гігромезофіти (23; 21,7), ксеромезофіти та мезоксерофіти (15 видів; 14,1%). Інші екоморфи представлені незначною кількістю видів, зокрема гідрогідрофіти (7 видів; 6,6%), ксерофіти (2; 1,9) та гідрофіти (1 вид; 0,9%). При цьому провідну центичну (ецифікаторну) роль у формуванні рослинного покриву виконують гідрогігрофіти, гігрофіти та гігромезофіти.

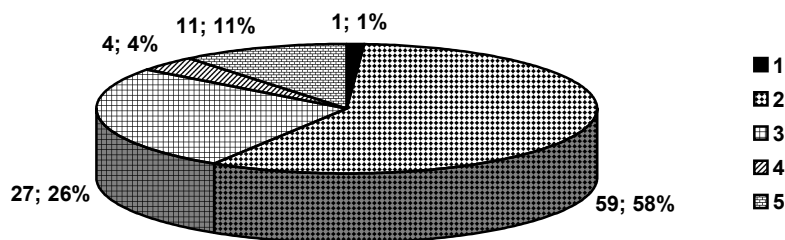


Рис. Розподіл епігейних мохоподібних заплав за еволюційно-географічними елементами: 1 –аркто-бореальний; 2 – бореальний; 3 – бореально-неморальний; 4 – неморальний; 5 – аридний; 6 – космополітний.

Мохоподібні території дослідження виявлені у складі різних біотопів: мілких водойм, сінокісних і пасовищних лук, узбіч доріг, перелогів тощо. Найбільшим видовим багатством мохоподібних відзначаються угруповання трав'яно-мохових боліт класу *Scheuchzerio-Caricetea nigrae*, а також гігрофільних чагарників та заболочених лісів класу *Alnetea glutinosae*.

За частотою (класами) трапляння серед мохоподібних переважають спорадичні види (III кл. тр., 57 видів; 53,8%). Дуже рідкісні і відносно рідкісні таксони (I, II кл. тр.,

33 види; 31,1%) представлені переважно ценотичними реліктами (*Campyliadelphus elodes*, *Namatocaulis vernicosus*, *Palustriella commutata* та ін.) та нехарактерними для заплавл або випадковими (*Atrichum angustatum*, *Campylopus introflexus* тощо) видами. Серед відносно звичайних та звичайних мохоподібних (IV, V кл. тр; 16 видів; 15,1%) переважають евритопні (*Brachythecium rutabulum*, *Drepanocladus aduncus* тощо) та космополітні (*Marchantia polymorpha*, *Funaria hygrometrica*, *Ceratodon purpureus* та ін.).

Висновки

Вперше для заплавлних фітосистем басейну Західного Бугу наведено зведений список епігейних мохоподібних, що налічує 106 видів з 63 родів, 31 родини, 13 порядків, 5 класів та 2 відділів. За таксономічним складом мохоподібних, зокрема за спектром провідних родин та родів досліджувана територія відповідає синантропізованому варіанту еколого-топологічної бріофлори лісових рівнинних районів Палеарктики з панівною роллю бореальних та неморальних видів.

Найбільше созологічне значення серед мохоподібних досліджуваної території мають *Hennediella heimii* (рідкісний вид з диз'юнктивним ареалом, відомий лише з двох локалітетів в Україні), *Pseudocalliergon lycopodioides* (вразливий бореальний вид на південній межі ареалу), *P. trifarium* (зникаючий гляціальний релікт) та *S. scorpioides* (вразливий реліктовий вид на південно-східній межі європейської частини ареалу). Вони занесені до Червоної книги України [11], а їхні локалітети переважно не підтверджені сучасними даними.

Література

1. Бачуріна Г.Ф., Мельничук В.М. Флора мохів Української РСР. Вип. 1. – К.: Наук. думка, 1987. – 180 с.
2. Бачуріна Г.Ф., Мельничук В.М. Флора мохів Української РСР. Вип. 2. – К.: Наук. думка, 1988. – 179 с.
3. Бачуріна Г.Ф., Мельничук В.М. Флора мохів Української РСР. Вип. 3. – К.: Наук. думка, 1989. – 176 с.
4. Бачуріна Г.Ф., Мельничук В.М. Флора мохів Української РСР. Вип. 4. – К.: Академперіодика, 2003. – 256 с.
5. Бойко М.Ф. Анализ брйофлоры степной зоны Европы. – Киев: Фитосоциоцентр, 1999. – 180 с.
6. Бойко М.Ф. Чекліст мохоподібних України. – Херсон: Айлант, 2008. – 232 с.
7. Данилків І.С., Лобачевська О.В., Мамчур З.І., Сорока М.І. Мохоподібні Українського Розточчя. – Львів, 2002. – 319 с.
8. Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. Т. 1, 2: Sphagnaseae – Amblistegiaseae. – Москва: КМК., 2003, 2004. – 944 с.
9. Лазаренко А.С. Определитель листовных мхов Украины. – К.: Изд-во АН УССР, 1955. – 466 с.
10. Мельничук В.М. Про охорону місцезростань деяких видів справжніх мохів у західних областях УРСР // Мат. міжобл. конф. "Охорона природи в західних областях України". – Львів: Вид-во Львів. ун-ту, 1966. – С. 35 – 39.
11. Червона книга України. Рослинний світ / за ред. Я.П. Дідуха. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 900 с.
12. Hill M.O. et al. Bryological Monograph. An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia // J. of Bryology. – 2006. – 28. – P. 198-267.

**МИКРОЭВОЛЮЦИЯ ВИДОВ В КУЛЬТУРЕ ИНТРОДУЦЕНТОВ
БОТАНИЧЕСКОГО САДА ОНУ ИМ. И.И. МЕЧНИКОВА
(MICROEVOLUTION TYPES AT THE EXOTIC SPECIES CULTURE OF
BOTANICAL GARDEN MECHNIKOV ONU)**

Крицкая Т.В.

Ботанический сад ОНУ им. И.И. Мечникова, г. Одесса,

e-mail: gilian@inbox.ru

Вопрос эволюции биоразнообразия является одним из приоритетных в области современных биологических наук [1]. Состояние культивируемых урбаноценозов, в том числе и в г. Одессе, вызывает озабоченность ученых из-за снижения стабильности экосистемы вследствие обеднения видового разнообразия региональных флор, значительных изменений пространственной структуры растительного покрова в связи с усилением антропогенного давления и ухудшением экоклиматических условий [1, 7].

Ситуацию может улучшить ряд мероприятий, в частности, применение саморегулирующих ландшафтных цветочных композиций, ландшафтных садов, с использованием адаптированных популяций с заданными био-, морфо- и другими параметрами из перспективных интродуцентов. Создание таких популяций предусматривает: поиск эволюционно сопряженных видов и подбор видов с аналогичными свойствами; всестороннее глубокое изучение будущих компонентов сообщества (аллелопатические, физиологические, биологические, экологические и др. свойства) и их взаимоотношений; подбор или создание генетическим или селекционным путем аллелопатически толерантных видов, сортов и форм с заданными биоморфологическими параметрами [7].

Изучение биоморфологической структуры – один из важнейших элементов анализа флоры. При этом устанавливается разнообразие спектров жизненных форм растений, что позволяет полнее изучить влияние климатических условий на флорогенез и ценозообразование, получить дополнительные критерии для экологической оценки отдельных таксонов и характеристики флоры, детальнее оценить изменения в структуре растительных сообществ. Изучение жизненных форм, их признаков, приспособлений к переживанию неблагоприятного периода, возрастных изменений, вегетативного возобновления и размножения и т. д. имеет не только чисто теоретический интерес, но и важное прикладное значение. Именно от этих особенностей зависит сохранение и возобновление дикорастущих растений, а также успех интродукции, т. е. переселения растений в новые для них районы [2].

Изучение спектра и динамики жизненных форм интродукционной популяции, как элементарной единицы создаваемого урбаноценоза – важнейшая задача ученого, позволяющая оценить успешность интродукционного процесса. Цель наших исследований – на основе изучения и анализа биологических особенностей определить адаптационную динамику жизненных форм растений в условиях интродукции в Северо-Западное Причерноморье.

Объектом исследования было определение особенностей роста и развития представителей коллекции декоративных травянистых растений открытого грунта ботанического сада ОНУ, растущих в естественных ландшафтах парка, парковых клумбах и культивируемых на коллекционных участках "Непрерывное цветение" и "Сад цветов". Виды на коллекционных участках выращиваются без дополнительного укрытия на зиму, при обычном уходе. Предметом исследования был видовой состав коллекции.

Во время исследований проведен компонентный, биологический и эколого-ценотический анализ видов. Используются общепринятые в ботанике методы [2, 9-13].

Исходя из видового разнообразия и внутривидового полиморфизма целесообразно сравнительное изучение адаптивной приспособленности у видов с максимальной разницей биогеографического происхождения, эволюционного развития, жизненных форм в различных экологических условиях. Поэтому в течение 1997-2010 гг. в ботаническом саду ОНУ с целью отбора высокодекоративных и нетребовательных к аридным условиям культивирования видов исследованы свыше 900 образцов (65 семейств) травянистых одно-, дву- и многолетников отечественной и зарубежной флор, полученные из других ботанических центров в виде семян или живых растений, а также привлеченные из природных мест обитания. В коллекционный фонд декоративных травянистых растений открытого грунта ботанического сада ОНУ отобраны 381 вид, 472 сорта и формы, объединенные в 243 рода 63 семейств. Наиболее широко представлены семейства *Asteraceae* (60 видов), *Caryophyllaceae* (26 видов), *Lamiaceae* (37 видов) и *Liliaceae* (32 вида). На основании анализа данных 10-летнего (1998-2007 гг.) углубленного интродукционного изучения видов и сортов дана оценка их перспективности по декоративным качествам и степени адаптации в местных условиях [6].

Географическое расположение г. Одессы обусловило черты ее климата, который имеет характер переходного от морского к континентальному. Лимитирующими факторами среды для существования инорайонных растений при интродукции их в Одесский регион являются недостаточное количество осадков (особенно весной и летом при высоких температурах и иссушающих ветрах), резкие смены оттепелей и морозных дней неоднократно в течение зимнего периода, и как следствие – вымокание и выпревание растений. Неблагоприятны и зимние оттепели при недостатке или отсутствии снежного покрова. Кроме того, выпадение осадков не равномерно и носит ливневый характер. Положительным является то, что, в районе интродукции высокая инсоляция, отсутствуют критические минимальные зимние температуры, благоприятно также смягчающее влияние моря в переходные периоды (зима-весна и осень-зима) [3].

Углубленное изучение биоморфологических свойств, роста и развития интродуцентов показало, что адаптационные изменения затрагивают различные уровни жизни растений (биохимический, физиологический, морфологический и т.д.). При этом наблюдается, например, повышенное образование эфирных масел, уменьшение количества антоцианов в лепестках цветков, изменение количества и размеров органов (гетеробластия, гетероризия и т. п.), усиление внутривидового полиморфизма, полная или частичная замена генеративного размножения вегетативным, изменение экоморфологической принадлежности, ускоренное старение организма и т.д. Наиболее часто встречающимся является изменение биоморфы (по продолжительности жизни однолетнего побега и всей особи, интенсивности развития в онтогенезе, по способу удержания растениями площади обитания и способа распространения по ней) [4-6, 8].

Область степи, в которой расположена Одесса, относится к климату терофитов и хамефитов, свойственных пустыням средиземноморского типа и хамефитов степной и пустынной растительности. Однако в процессе интродукции участвуют растения всех известных жизненных форм. В жестких, далеких от естественных для вида, условиях, хамефиты, геофиты и терофиты, как самые молодые жизненные формы, относительно легко переходят друг в друга [2]. Замечено, что при адаптации в условиях ботанического сада ОНУ происходит сближение жизненных форм с классическими для региона либо возврат к формам естественного произрастания. Так тропические многолетники, выращиваемые в средней полосе как летники, стремятся к возврату к своей гемикриптофитной жизненной форме (например, виды родов *Antirrhinum* L.,

Tagetes L. [5]). Хамефиты и геофиты также относительно легко переходят друг в друга и другие формы. Так, например, *Hosta plantaginea* (Lam.) Aschers. – классический геофит, в условиях интродукции становится криптофитом, а двулетний хамефит *Rudbeckia triloba* L. – терофитом. Протогемикриптофиты – длиннопобеговые травянистые многолетники (*Vinca herbacea* Waldst.), могут приобретать свойства полукустарников, с продолжительностью жизни побегов 5-7 лет, до особо морозной зимы.

Исследования показали, что при интродукции в условия ботанического сада ОНУ наблюдаются изменения биологических типов растений по защитному расположению почек возобновления, по продолжительности жизни, по способу удержания растениями площади обитания и распространения по ней. При этом среди розеточных гемикриптофитов встречается превращение в геофиты (малолетние виды рудбекии, кореопсис, гайлардия и т.д.), а протогемикриптофитов – в хамефиты (виды травянистых барвинков, зверобоя и т.п.). Хамефиты могут стать полу- или безрозеточными гемикриптофитами (*Hyssopus officinalis* L., *Thymus vulgaris* L. и т. д.), а геофиты – розеточными гемикриптофитами (виды рода *Hosta*). При адаптации отмечено также изменение жизненных форм по способу удержания растениями площади обитания и способа распространения по ней. Так, например, некоторые рестаивные многолетники становятся вагативными (*Coreopsis grandiflora* Hoog ex Sweet, *Gaillardia x hybrida* hort., *Leucanthemum vulgare* Lam. и т. д.).

Приспособлением к новым условиям является также изменение габитуса растений. При выращивании под пологом у особей-ксерофитов, поступивших из более южных или горных, пустынных регионов, наблюдается увеличение размеров органов, а у мезо- и гигрофитов – уменьшение. При выращивании на открытом солнце (при повышенной инсоляции, иссушающем ветре) высота растений уменьшается, побеги, например, у протогемикриптофита, укорачиваются до «плоской подушки», либо становятся прижатыми к почве, у подушковидных растений увеличивается плотность. Культивирование в данном регионе с крайней сухостью почвы, низкой влажностью воздуха и высокой инсоляцией при безпологовом выращивании ведет к стремлению растений, особенно из более влажных и прохладных зон, приобрести форму подушки с максимальной заторможенностью роста всех побегов. Поэтому перспективными для интродукции здесь являются растения горные, пустынные, скальные и т.п. Они легко адаптируются, мало изменяя свои жизненные позиции. Растения умеренно холодных и влажных зон, лесные, луговые, приречные и т.п. вынуждены активно приспосабливаться к новым условиям. Это удается видам с широким ареалом естественного произрастания либо со скрытым генетическим потенциалом приспособления и высокой пластичностью генома популяции. Данные свойства проявляются чаще всего в большом внутривидовом фенотипическом разнообразии индивидов (например, в молодом семействе Asteraceae), в наследственной изменчивости, в спонтанных мутациях, (например, род *Hosta*).

Закрепление приобретенных качеств во время создания интродукционной популяции происходит путем многократного естественного семенного (семенами местной репродукции) и вегетативного возобновления (*Echinacea purpurea* (L.) Moench, виды рода *Hosta* Tratt., *Eremurus stenophyllus* Baker и т.д.). При этом происходит как естественный (адаптационный), так и искусственный (по полезным качествам) отбор. Углубленные интродукционные испытания подтвердили создание устойчивых адаптированных популяций 16 видов (*Duchesnea indica* (Andr.) Focke, *Leucanthemum vulgare* Lam., *Papaver orientale* L. и др.) [4, 6].

Таким образом, при интродукции декоративных травянистых инорайонных растений в Северо-Западное Причерноморье обнаружены их биоморфологические

изменения. Адаптационная динамика продолжительности жизни растения и его скелетных осей наиболее четко отражает влияние внешних условий на морфогенез и рост растений и способствует в дальнейшем эволюции вида при создании интродукционных популяций для успешного внедрения в культуру фитоценозы г.Одессы с целью повышения их устойчивости [7].

Литература

1. Гродзинський Д.М., Черевченко Т.М. та ін. Проблеми збереження та відновлення в Україні. – К., 2001. – 104 с.
2. Жизнь растений в шести томах // под. ред. А.Л. Тахтаджяна. – М., 1980. – Т.1. – 430 с.
3. Климат Одессы. – Режим доступа: <http://pogoda.ru.net/climate/33837.htm/>, свободный.
4. Крицька Т.В. Адаптаційні особливості росту і розвитку рослин видів роду *Eremurus* Vieb. за умов інтродукції в Північно-Західне Причорномор'я. – Таврійський науковий вісник: Науковий журнал. Вип. 71. – Частина 2. – Херсон, 2010. – С.250-258.
5. Крицька Т.В. Біологічні особливості деяких таксонів роду *Tagetes* L. в колекції ботанічного саду ОНУ // Биологический вестник. Научно-теоретический журнал. – Харьков, 2008. – Т.12, №1. – С.77-79.
6. Крицька Т.В. Декоративні трав'янисті рослини в колекції ботсаду ОНУ ім. І.І.Мечнікова // Вісник КНУ ім. Тараса Шевченка. Сер. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2009. – № 19-21. – С. 142-144.
7. Крицька Т.В. Динамічні тенденції та шляхи збереження фіторізноманіття в урбаноценозах міста Одеси // Автохтонні та інтродуковані рослини: Зб. наук. праць. – Умань, 2009. – Вип. 5 – С. 166-171.
8. Крицька Т. В. Представники роду *Canna* L. в умовах ботанічного саду ОНУ // Мат. міжнарод. наук. конф. „Збереження біорізноманіття тропічних і субтропічних рослин”, Київ, 10-13 березня 2009 р. – Київ, 2009. – С.242-246.
9. Методика фенологічних спостережень в ботаничних садах СРСР // Бюл. Глав. Бот. сада СРСР. – М., 1979. – Вып. 113. – С. 3-8.
10. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. – Л., 1964. – Т. 3. – С. 5-63.
11. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. – М., 1952. – 392 с.
12. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. – М., 1964. – 376 с.
13. Raunkiaer C. The life forms of plant and statistical plant geography. – Oxford, 1934. – 879 p.

**ПЛІОЦЕНОВА ФЛОРА ЗАКАРПАТТЯ
(PLIOCENE FLORA OF THE TRANSCARPATHIAN)**

Мамчур А.П.

Державний природознавчий музей НАН України, м.Львів,
e-mail: mamchur1963@gmail.com

Вивчення неогенової флори Закарпаття було розпочате в ДПМ НАН України ще у 80-тих роках ХХ ст. з опрацювання міоценових флор Верхнього Водяного [4], Стримби [7], Великої Угольки [8]. Опрацьовано колекції із шести місцезнаходжень, причому чотири із них описуються вперше, а дві доповнюють дослідження, зроблені І. Ільїнською у 1968 році [2].

Матеріалом досліджень були відбитки решток викопних рослин - листків та поодиноких плодів, зібраних різними авторами у 1949 – 1960 роках.

Опрацювання матеріалу здійснювалось за загальноприйнятими методиками: відбір решток з відслонень, їхнє препарування та верифікація шляхом порівняння з описаними в літературі та із гербарними зразками сучасних рослин і з колекціями одновікової флори з інших регіонів. Мікроструктуру поверхні відбитків вивчали у відбитому світлі під біокуляром [5].

Місцезнаходження пліоценової флори: м. Ужгород, села Циганівці, Лінці, Дунковиця, Сільце, Ільниця, розташовані у південно-західній частині Закарпатської області.

Досліджені рештки рослин були зібрані у відкладах ільницької світи Чоп-Мукачівської частини Закарпатського прогину.

Наприкінці паннонського віку завершилось існування Паннонського басейну. У Чоп-Мукачівській частині прогину залишились окремі невеликі лагуни, що заростали і в яких відбувались процеси заболочування, внаслідок чого виникли окремі шари бурого вугілля та вуглистих глин [9].

На початку пізньопліоценового етапу розвитку Закарпатського прогину відбулась третя потужна фаза вулканізму [3], наслідком якої було накопичення вулканогенних порід гутинської світи, що сформували Вигорлат-Гутинський хребет. Прилегла до гірської споруди з заходу та південного заходу територія почала активно занурюватись, і в ній утворилися мілководні озерно-болотяні басейни, у яких накопичувались одновікові вугленосні породи ільницької та вулканогенні утворення гутинської світ. [1].

Досліджено 365 зразків, на яких збереглося 558 відбитків, переважно листків та поодиноких генеративних органів рослин. Визначено 37 видів рослин із 31 роду і 22 родин.

Усі визначені види є вищими рослинами. Із них один вид належить до хвощів, два - до папоротей, чотири – до голонасінних, а решта - 31 вид, до покритонасінних рослин. Серед покритонасінних тільки три види належать до однодольних, решта 29 видів із 14 родин - дводольні рослини.

Найбільшим видовим різноманіттям вирізняється родина Betulaceae, яка представлена п'ятьма видами. По чотири види мають родини Ulmaceae та Aceraceae, три – Fagaceae, по два – Salicaceae, Oleaceae і Juglandaceae. Одним видом представлені родини Cercidiphyllaceae, Altingiaceae, Platanaceae, Alangiaceae, Vacciniaceae, Meliaceae, Rosaceae.

Завдяки виду *Alangium tiliifolium* (A.Braun) Kryshtofovich перше місце за числом відбитків займає родина Alangiaceae – 22,0%. Далі йдуть: Betulaceae – 19,7%, Fagaceae –

14,8%, Aceraceae – 6,2%, Ulmaceae – 5,3%, Taxodiaceae – 3,9%, Vacciniaceae – 3,0%. Решта родин представлені менше 3% відбитків.

Чисельно панують дрібнолисті листопадні рослини, хоча для окремих видів, таких як *Quercus pontica-miocenica* Kubat, *Smilax weberi* Wessel in Wessel et Weber властива крупнолистість. Водні рослини представлені прибережним видом *Phragmites oeningensis* A.Braun.

У пліоцені відбувалось розширення зони болотяних лісів [6], у яких домінували *Taxodium dubium* (Sternberg) Heer, *Osmunda heeri* Gaudin, *Dryopteris denticulata* Пјинська, *Equisetum braunii* Heer. На сухіших місцях траплявся *Glyptostrobus europaeus* (Brongniart) Heer. Біля боліт росли види родин Betulaceae (*Alnus*, *Betula*) та Salicaceae (*Populus*, *Salix*). У берегових лісах на вологих алювіальних ґрунтах росли *Betula macrophylla* (Goepfert) Heer, *Ulmus carpinoideus* Goepfert, *Acer trilobatum* (Sternberg) A.Braun. У передгірних і гірських широколистяних та хвойно-широколистяних лісах росли *Quercus pseudocastanea* Goepfert, *Carpinus grandis* Unger, *Pterocarya paradisiaca* (Unger) Пјинська, *Cercidiphyllum crenatum* (Unger) Brown, у підліску – *Alangium tiliifolium*, *Epigaea baikovskiae* Пјинська. Теплолюбний *Alangium* очевидно був кущем, або деревом нижнього ярусу, що ріс під пологом холодостійкіших видів рослин.

Сучасні еквіваленти викопних видів розповсюджені на двох континентах: в Євразії та Північній Америці. Вони скупчені у так званих схованках третинної флори на Кавказі, Східній Азії, атлантичному узбережжі Північної Америки. Подібність кліматів усіх цих сховищ свідчить про те, що кліматичні умови часу існування пліоценової флори були подібні до клімату цих сховищ, а також були подібні екологічні умови, у яких вона існувала. Отже у пліоцені на території Закарпаття сформувалась переважно листопадна флора вологого теплопомірного клімату.

Майже всі сучасні аналоги видів пліоценової флори належать до Голарктичного царства. Найбільше видів зосереджено у Східноазійській (19 видів) і в Циркомбореальній (17 видів) областях. Три види розповсюджені у Неотропічному і два - у Палеотропічному царстві.

Всього п'ять сучасних видів, близьких до пліоценових, ростуть на території Закарпаття: *Equisetum hiemale* L., *Dryopteris filix mas* (L.) Schott., *Carpinus betulus* L., *Alnus glutinosa* (L.) Geartm., *Acer pseudoplatanus* L.

Досліджений матеріал належить до шести комплексів флор із різних географічних пунктів. Комплекси характеризуються різною кількістю видів – від 3 (флора Дунковиці) до 23 (флора Ужгорода), що частково відображає різне видове багатство тогочасних флор, а також залежить від кількості викопного матеріалу та ступеню його політопності. Комплекси відрізняються між собою значною строкатістю видового складу. Значною мірою це зумовлено неоднорідністю рослинного покриву в час відкладання флороносних горизонтів. Із 38 видів тільки один *Alangium tiliifolium* наявний у всіх шестити комплексах.

Цікавим буде порівняння пліоценової флори Закарпаття зі старшими за віком міоценовими флорами Великої Угольки та Стримби, які зосереджені у Солотвинській частині прогину. У складі міоценової флори налічується 80 видів (7, 8). Із них спільними з пліоценовою флорою є 28 видів, однак співвідношення їх помітно відрізняється. Зближує в загальних рисах участь *Glyptostrobus*, *Platanus*, *Zelkova*, але значення двох останніх значно менше, порівняно з В.Уголькою. Значна участь в обох флорах родини Betulaceae, хоча, спільними за малочисельними знахідками є всього два види - *Carpinus grandis* і *Alnus feroniae* (Unger) Czechtz. Всі інші види виявлені в незначній кількості. У міоцені домінують *Osmunda*, *Fagus*, *Salix*, *Alnus*, *Acer*, *Rhododendron*, *Daphnogene* (останніх двох родів немає у пліоцені). У міоценовій флорі зовсім відсутні *Alangium tiliifolium* та *Betula macrophylla*, що чисельно домінують у

пліоценовій флорі. Крім того, у пліоценовій флорі нема вічнозелених рослин, за винятком *Epigaea* і *Smilax*. Отже, пліоценову флору Закарпаття можна вважати збідненим нащадком міоценової флори, у якій втрачені вічнозелені і переважають помірно теплолюбні рослини помірних широт.

Література

1. Бузов В.С., Шеремета В.Г. О лагунных и континентальных отложениях сарматского возраста вблизи с. В. Раковец в Закарпатье // Геол. сб. – 1954. – Вып. 4. – С. 178–182.
2. Ильинская И.А. Неогеновые флоры Закарпатской области УССР. - Л.: Наука, 1968. - 121 с.
3. Малев Е.Ф. Неогеновый вулканизм Закарпатья. – М.: Наука, 1964. – 250 с.
4. Мамчур А.П. Ранньосарматська флора Верхнього Водяного на Закарпатті // Палеонтол. зб. – 1994. – № 30. – С. 24-32.
5. Мейен С.В. Основы палеоботаники. Справочное пособие. – М.: Недра, 1987, – 403 с.
6. Сябряй С., Иванов О. Палеофлористичні та палеокліматичні зміни протягом пізнього пліоцену на Закарпатті та їхні причини // Палеонтол. зб. – 2007. - №39. – С. 97-101.
7. Шварева Н.Я., Мамчур А.П. Баденська флора потоку Стримба на Закарпатті // Палеонтол. зб. – 2002. - №34. – С. 66-77.
8. Шварьова Н.Я., Мамчур А.П. Міоценова флора Великої Угольки (Закарпаття). – Львів, 2003. – 144 с.
9. Шеремета В.Г. Стратиграфія пліоценових відкладів Закарпаття по фауні остракод // Питання геології. – 1958. – Вип. 9. – С. 70–87.

**ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЗОНАЛЬНОЕ
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИХНЕВМОНИД ПОДСЕМЕЙСТВА DIPLAZONTINAE
(HYMENOPTERA, ICHNEUMONIDAE) В ПАЛЕАРКТИКЕ
(THE GEORAPHIC AND ZONAL DISTRIBUTION OF THE DIPLAZONTINAE
(HYENOPTERA, ICHNEUMONIDAE) IN THE PALAEARCTIC REGION)**

Манукян А.Р.

Музей Янтаря, г. Калининград

e-mail: manukyan@list.ru

Подсемейство Diplazontinae распространено всемирно, в мировой фауне известно 269 видов, объединяемых в 20 родов. Основная масса видов обитает в Голарктике. В тропических областях подсемейство Diplazontinae представлено более бедно: только отсюда известно 87 видов (32% мировой фауны). Среди них наиболее многочисленна фауна Неотропической области [3], которая, однако, по численности более чем в три раза уступает фауне Голарктики, или в 1,7 раза – фаунеNearктики. Довольно своеобразна фауна Австралийской области (включая Новую Гвинею) – в ней известно три эндемичных рода которые характеризуются рядом признаков высокой специализации.

Представляется очевидным, что Голарктика имеет важное значение в формировании современной фауны подсемейства. О второстепенности тропических областей в истории формирования современной фауны подсемейства, кроме сравнительной бедности фаун, свидетельствуют также явное тяготение большинства ее видов к северным регионам, граничащим с Голарктикой, также как крайняя малочисленность здесь архаичных форм диплазонтин. В Палеарктике распространены почти повсеместно – от субарктических широт до субтропиков.

Настоящая работа основана на результатах обработки материалов коллекции Зоологического Института РАН (г. Санкт-Петербург, Россия), Института зоологии НАН Украины (г. Киев, Украина), сборов автора в Центральной Азии, на Кавказе, в Ленинградской и Калининградской областях, также материалов из различных европейских музеев.

Ниже приведены результаты ареалогического анализа подсем. Diplazontinae; в скобках указаны проценты от общего числа видов диплазонтин обнаруженных в фауне России и сопредельных стран:

1. Космополитический ареал имеет один вид – *Diplazon laetatorius*. Заселению этим видом самых различных стадий, в самых различных регионах земного шара, вероятно, благоприятствовала его способность заражать очень широкий круг хозяев, а также способность к партеногенетическому размножению, и способность к заражению различных стадий развития хозяина – как яйца, так и личинки.

2. Мультирегиональные ареалы (более ограниченные, однако, выходящие за пределы Голарктики – преимущественно в Ориентальную область) имеют 11 видов (11,5 %): *Syrphoctonus dimidiatus*, *S. tarsatorius*, *Enizemum ornatum*, *Woldstedtius flavolineatus*, *W. holarcticus*, *Diplazon pectoratorius*, *D. tetragonus*, *D. varicoxa*, *Syrphophilus bizonarius*, *Promethes sulcator* и *Sussaba cognata*.

3. Голарктические ареалы (35 видов, 36,4%). Большинство видов циркумареальные или близкие к таковым.

3.1. Голарктические арктобореальные виды (9 видов): *Syrphoctonus alaskensis*, *S. borealis*, *S. gracilentus*, *Woldstedtius patei*, *Diplazon albotibialis*, *D. hyperboreus*, *D. wallei*, *Syrphophilus asperatus* и *S. tricinctorius*.

3.2. Голарктические циркумбореальные виды (3 вида): *Syrphoctonus vitreus*, *S. cultiformis* и *Sussaba punctiventris*.

3.3. Голарктические бореомонтанные виды (7 видов): *Phthorima compressa*, *Syrphoctonus venustus*, *S. pectoralis*, *S. labradorensis*, *S. pacificus*, *Promethes melanaspis* и *Sussaba aciculata*.

3.4. Голарктические циркумбореально-суббореальные, температурные или лесные (13 видов): *Syrphoctonus elegans*, *S. nigritarsus*, *S. pallipes*, *S. signatus*, *Woldstedtius abdominator*, *Diplazon deletus*, *D. tibiatorius*, *Tymmophorus obscuripes*, *T. rufiventris*, *T. tricolorius*, *Sussaba dorsalis*, *S. flavipes* и *S. pulchella*.

3.5. Восточносибирскоамериканские виды (3 вида): *Diplazon orbitalis*, *D. angustus* и *Syrphoctonus melanogaster*.

4. Паларктические виды (49 видов, 51 %).

4.1. Транспаларктические лесные виды (распространены по всей лесной зоне России) (10 видов, 10,4 %): *Syrphoctonus longiventris*, *S. pictus*, *S. subopacus*, *S. fissorius*, *Woldstedtius biguttatus*, *Campocraspedon caudatus* и *Sussaba erigator*.

4.2. Транспаларктические бореомонтанные виды (3 вида): *Syrphoctonus crassicornis*, *S. sundewalli* и *Diplazon neoalpinus*.

4.3. Транспаларктические бореальные (таежные) виды или субарктобореальные виды (2 вида): *Syrphoctonus incisus* и *Sussaba hinzi*.

4.4. Один вид имеет амфипаларктический тип распространения – *Syrphoctonus megaspis*.

4.5. Европейскосибирские виды (4 вида): *Phthorima obscuripanis*, *Diplazon annulatus*, *Promethes nigriventris* и *Sussaba lativentris*.

4.6. Европейскосреднеазиатский, преимущественно монтанный вид: *Xestopelta gracillima*.

4.7. Средиземноморскосреднеазиатский вид: *Enizemum schwarzi*.

4.8. Европейскокавказские виды (3 вида): *Syrphoctonus haemorrhodalis*, *S. crassicornis* и *Daschia brevitarsis*.

4.9. Европейские виды (7 видов): *Phthorima xanthaspis*, *Syrphoctonus strigator*, *S. glossus*, *S. neopulcher*, *Enizemum nigricornis*, *Promethes bridgmani* и *Bioblapsis polita*. Еще 8 видов, описанные из Западной Европы, не обнаружены в фауне России: *Phthorima gaullei* Seyrig, *Syrphoctonus collinus* Stelfox, *S. simulans* Stelfox, *Woldstedtius melanocnemis* Bauer, *Campocraspedon annulitarsis* Hedwig, *Promethes rugulosus* Constantineanu и *Sussaba ensata* Bauer, а также эндемик Альп (собственно альпийский вид) *Syrphophilus dilleriator* Aubert.

4.10. Кавказосреднеазиатские монтанные виды: *Syrphoctonus lissogaster* и *Sussaba montana*.

4.11. Условные горные эндемики Монголии (6 видов): *Syrphoctonus lasius* Momi (отмечен на высоте 1820-1850), *S. rhyusus* Momi (1500-1700 м), *Syrphophilus stibarius* Momi (1850-2050 м) и *Sussaba eremus* Momi (1820-1850 м).

4.12. Восточносибирские (охотские) бореальные виды: *Eurytyloides zinovjevi* и *Episemura diodon*.

4.13. Дальневосточные неморальные виды (12 видов, 12,6%): *Syrphoctonus enizemopsis*, *S. infuscatus*, *Woldstedtius karafutensis*, *Promethes compressus*, *P. okadai*, *P. persulcatus*, *P. shirozui*, *Sussaba atra*, *S. etorofuensis*, *S. sugiharai*, возможно также *Enizemum giganteum* и *Campocraspedon elongatus*. К этой же группе относятся известные из Японии виды: *Phthorima rugosa* Uchida, *Syrphoctonus areolaris* Uchida, *S. kuroashi* Uchida, *S. momoi* Uchida, *S. spinosa* Uchida, *S. tenuitibialis* Uchida, *Woldstedtius yokohamensis* Uchida, *Sussaba daizetsuzana* Nakanishi, *S. japonica* Nakanishi, *S. nigra*

Nakanishi, *S. subplacita* Nakanishi, *Eurytyloides kusigematii* Nakanishi и *E. oharae* Nakanishi.

Таким образом, палеарктическая фауна наездников-ихневмонид подсем. *Diplazontinae* включает 127 видов [3], из только 96 видов известны на территории России и сопредельных стран. Наиболее примечательной особенностью распространения диплазонтин в сравнении с другими группами наездников сем. *Ichneumonidae* является необычно большое число видов, распространенных на обоих континентах Голарктики – голарктических и мультирегиональных видов. В подсемействе *Diplazontinae* число таких видов в Палеарктике более трети (36.6 %), тогда как даже в такой бореальной группе ихневмонид как триба *Triphonini* их число составляет всего около 5% [2]. В палеарктической фауне диплазонтин большое число (67 видов, или более 52%) составляют виды с космополитическими, мультирегиональными, голарктическими и широкопалеарктическими, однако, обычно не выходящими за пределы бореального подцарства Палеарктической области, ареалами. К широкопалеарктическим относятся виды с транспалеарктическими (15 видов), амфипалеарктическим (1 вид), европейскосибирскими (4 вида) и европейскокавказскими (3 вида) ареалами. Остальные палеарктические виды диплазонтин имеют более ограниченные ареалы, при этом, охватывающие довольно крупные подразделения Палеарктики. К ним относятся виды группа видов с европейскими ареалами и палеарктические неморальные виды (25 видов). На территории Палеарктики можно отметить лишь только два очага условного эндемизма: в Европе и в Монголии.

Как видно, почти все рассмотренные типы ареалов находятся в пределах бореального Подцарства. Те немногие виды, ареалы которых отчасти или целиком выходят в область Древнего Средиземья, распространены здесь в горных лесах и, следовательно, более гумидных ландшафтах.

Зональное и ландшафтное распределение посем. *Diplazontinae*. Диплазонтин отчетливо лесная группа наездников. Из обнаруженных нами в фауне России 96 видов диплазонтин у 86 видов ареалы целиком или большей частью находятся в пределах лесной зоны. Большинство этих видов (60 видов) имеют широко лесное распространение, более или менее равномерно заселяя таежные, смешанные и широколиственные леса исследованного региона. Значительное число видов диплазонтин (70 видов) обитает в пределах тайги. Но полностью приурочены к таежным стациям только 10 видов: *Syrphoctonus alaskensis*, *S. melanogaster*, *S. subopacus*, *S. borealis*, *S. vitreus*, *Enizemum nigricornis*, *Diplazon hyperboreus*, *Syrphophilus asperatus*, *Sussaba lativentris* и *S. punctiventris*. Специфические для неморальных лесов виды имеют значительно менее широкое распространение, чем специфические таежные (немногие из которых циркумбореальные) виды. Так, только в смешанных и широколиственных лесах Европы встречаются 11 видов, из них обнаружены в фауне России сопредельных стран (все европейские виды фауны России кроме *Phthorima xanthaspis*, *Bioblapsis polita* и *Syrphoctonus strigator*), остальные 7 видов западноевропейские. Строгую приуроченность к хвойношироколиственным лесам Дальнего Востока обнаруживают 12 видов диплазонтин фауны России, или 25 – фауны Палеарктики (палеарктические неморальные виды).

Таким образом, как видно из анализа, в фауне России более или менее отчетливую приуроченность к тем или иным типам лесов проявляют лишь 26 видов диплазонтин, в то время как остальные 60 – имеют широко лесное распространение. Вне пределов лесной зоны диплазонтин немногочисленны и встречаются преимущественно в интразональных стациях – по поймам рек и т.п. Как будет показано

ниже, фауна ландшафтов, находящихся за пределами лесной зоны имеют явно производный характер.

Тундра. Здесь обнаружено всего 17 видов диплазонтин. Характерные только для тундры виды в фауне России отсутствуют. Фауна тундры формируется в первую очередь за счет космополитических, мультирегиональных и голарктических полизональных видов (*Diplazon laetatorius*, *D. pectoratorius*, *D. varicoxa*, *Enizemum ornatum*, *Syrphophilus bizonarius*, *Promethes sulcator*, *Syrphoctonus signatus*), а также голарктических и транспалеарктических видов (*Syrphoctonus gracilentus*, *S. neopulcher*, *S. labradorensis*, *Woldstedtius patei*, *Diplazon albotibialis*, *Sussaba flavipes*, *S. pulchella*, *Syrphophilus tricinctus*, *S. tricinctus* и *Syrphoctonus crassicus*).

Степи. Для степной зоны отмечено 24 вида диплазонтин. Все найденные здесь виды обитают и в других, преимущественно лесных стациях. Более половины из них являются космополитическими, мультирегиональными и голарктическими видами (14 видов: *Diplazon laetatorius*, *Phthorima compressa*, *Woldstedtius flavolineatus*, *Enizemum ornatum*, *Diplazon tetragonus*, *Promethes sulcator*, *Syrphoctonus elegans*, *S. nigritarsus*, *S. pallipes* и *Sussaba pulchella*) или палеарктические полизональные (7 видов: *Syrphoctonus fissorius*, *S. pictus*, *Woldstedtius biguttatus*, *Tymmophorus obscuripes*, *T. suspiciosus*, *Sussaba erigator* и *S. flavipes*). Только из степной зоны в пределах России и сопредельных стран отмечено вида: *Phthorima xanthaspis*, *Syrphoctonus strigator* и *Bioblapsis polita*, но все они описаны из лесных стаций Западной Европы.

Большинство обнаруженных в степной зоне видов диплазонтин обитает также на Кавказе; фауна таких регионов, как Крым, Казахстан и Средняя Азия (обнаружено 17, 12 и 13 видов соответственно) состоят только из этих видов. Однако, фауны горных стаций Кавказа значительно более многочисленны (здесь обнаружено 43 вида) за счет пополнения голарктическими и палеарктическими бореомонтанными видами (монтанная часть ареалов всех бореомонтанных видов диплазонтин фауны России представлена на Кавказе) и более полного состава, обитающих также в степях, лесных эврибионтов.

Таким образом, анализ ареалов и стациального распределения диплазонтин свидетельствует о том, что наиболее значительную роль в формировании фауны диплазонтин Палеарктики играют широко лесные голарктические и транспалеарктические виды. Редко выходя за пределы лесной зоны диплазонтинны обычно занимают сходные с лесными по гумидности горные ландшафты.

Литература

1. Каспарян Д.Р. Наездники-ихневмониды (Ichneumonidae) подсемейства Tryphoninae трибы Tryphonini. – Л., 1973. – В серии: Фауна СССР. Насекомые перепончатокрылые. – Т. 3, Вып. 1. – 320 с.
2. Dasch C. Ichneumon-flies of America North of Mexico. Subfamily Diplazontinae // Mem. Amer. entomol. Inst. - 1964. – №. 3. 305 p.
3. Manukyan A.R. The geographic distribution of the Diplazontinae (Hymenoptera, Ichneumonidae) in the Palaearctic Region, with description of two new species // Acta Zool. Fenica. – 1995. – P. 33-38.

**РІЗНОМАНІТТЯ НИЖЧИХ ПАНЦИРНИХ КЛІЩІВ (ACARI, ORIBATIDA, MACROPYLINA) ПРИРОДНИХ ЗОН ЗАХОДУ УКРАЇНИ
(DIVERSITY OF ORIBATID MITES (ACARI, ORIBATIDA, MACROPYLINA)
NATURAL ZONES OF THE WESTERN PART OF UKRAINE)**

В.В Меламуд

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів, 79008, Україна,
e-mail: melamud_v@mail.ru

Вільноживучі ґрунтові панцерні кліщі-орібатида в основному живуть у верхньому шарі ґрунту та підстилки майже всіх біоценозів суші, особливо лісових. За своїми розмірами вони відносяться до мікроартропод, а їх чисельність може досягати десятків - сотень тисяч екземплярів на м². Більшість орібатид представлена сапрофагами. Вони об'єднують величезну групу кліщів - біля 180 родин (приблизно понад 11 тисяч видів) [9]. В силу відносної стабільності вимог їх середовища - ґрунт, а також міцного хітинового покриву орібатида часто мають особливу цінність як модельна група для вирішення ряду біогеографічних та екологічних завдань. Їх просторовий розподіл розрізняється щодо локальної ділянки, біогеоценозу, ландшафту або регіону [3].

Матеріал і методика досліджень. Основним матеріалом слугували збори панцерних кліщів, які були проведені у 1975 – 2009 роках, в усіх природно-географічних областях дослідженої території та більшості їх районів (біля 2000, в основному кількісних та якісних проб, де виявлені нижчі панцерні кліщі).

Роботи з нашим об'єктом проводяться по етапах: відбір проб, виділення кліщів з проб, фіксація, визначення та статистична обробка згідно загальноприйнятих методик [3, інші]. Кількісні проби ґрунту і підстилки брали біоценометром, в більшості 200 см³. Чисельність орібатид визначалась у перерахунку на 1м². Систематика нижчих панцерних кліщів *Macropylina* прийнята за системою Гранджана [3].

Частота трапляння та домінування видів кліщів прийнято за В.Н.Беклемішевим [1]. Визначалась подібність варіантів таксонів різного рангу населення орібатид [3].

Природно-географічний поділ Заходу України поданий за О.М. Маринич, ін.[4]: західне Волино-Поділля – мішано-лісова, лісостепова провінції (в основному широколистяних лісів); Карпатська провінція. Про зональність та азональність ландшафтів орієнтувалися на роботи Ю.І. Чернова [8, ін.].

Результати та обговорення. На підставі багаторічних досліджень та літературних даних [5, 6, 8, ін.] був укладений анотований список нижчих панцерних кліщів-орібатид (*Macropylina*) західної України, який обіймає 109 видів, які належать до 36 родів і 21 родини. Серед них найчисленнішими у видовому відношенні є родини *Phthiracoridae* – 25 видів, *Brachychthoniidae* – 23, *Camisidae* – 11. Зокрема 11 родин представлені тільки двома та одним видами.

У складі вивченої фауни нижчих панцерних кліщів-орібатид 11 видів нові для фауни України, 14 - вперше відзначені для території заходу України, 16 - нові для Українських Карпат, 21 для західного Волино-Поділля. Серед них в Палерктиці рідкісними видами є *Liochthonius evansi* (Forsslund, 1958), *L. plumosus* Mahunka, 1969, *Mesoplophora pulchra* Sellnick, 1928, *Atropacarus phyllophorus* (Berlese, 1904), *Phthiracarus elemens* Aoki, 1963, *Steganacarus applicatus* (Sellnick, 1920), всього понад 10 видів.

Проведений аналіз узагальнення даних типологічного розмаїття угруповань нижчих панцерних кліщів-орібатид на заході України, показав, що їх видовий склад в

азональних біоценозах Українських Карпат складає 96 видів (найвищий видовий склад зареєстрований в букових лісах – 60 видів). Він вищий зональних біоценозів заходу України, а саме широколистяних лісостепової зони, де зафіксовано 73 виду і мішаних лісів – 61 вид (максимальна кількість видів відзначена в дубових і мішаних лісах Розточчя та Опілля – 23 виду, найменша в дубово-грабових лісах західного та північного Поділля - 8). При цьому можна припустити, що в азональних гірських ценозах більш різноманітні умови середовища - мікроклімат, багатство едафотопів, неоднорідність ґрунтів та ін., для життєдіяльності нижчих панцирних кліщів, ніж в зональних заходу України, що свідчить про їх відносну однорідність. Це підтверджує і розподіл кількості домінантних видів, загалом 19 видів (субдомінанти 23) на території Українських Карпат і по 10 в зонах рівнинної частини Волино - Поділля (17 субдомінанти в широколистяних лісах і 13 в мішаних). Це стосується також кількісного видового складу таксоценів орібатид окремих азональних біотопів – до 32 видів і зональних – до 23.

Найбільш різноманітні у видовому відношенні таксоценів в досліджених окремих ценозах були представники наступних родин примітивних орібатид, це Brachychthoniidae – від 6 до 14 видів, Phthiracoridae відповідно від 5 до 12, Camisiae від 5 до 8.

Потрібно відзначити локальні групи орібатид, перша, це види, які поширені тільки у гірських районах Українських Карпат - букові, смерекові ліси, субальпійський та альпійський пояси. До цієї групи належать 14 видів – *Brachychthonius bimaculatus*, *Euphthiracarus reticulatus* (Berlese, 1913), *Microtritria minima* (Berlese, 1904), *Perlohmannia dissimilis* (Hewitt, 1908), *Collohmannia gigantea* Sellnick, 1922, *Camisia lapponica* (Trägårdh, 1910) та ін. Друга група панцирних кліщів, включає 13 видів, що були зафіксовані тільки в рівнинних фітоценозах Західної України, наприклад *Sellnickochthonius immaculatus* (Forsslund, 1942), *A. phyllophorus*, *Perlohmannia coiffaiti* Grandjean, 1961, *Camisia horrida* (Hermann, 1804), *Nanhermannia comitalis* Berlese, 1916. У Карпатах вони відсутні. З них 7 видів мешкає в основному на низовинних територіях в дубових та букових лісах Закарпаття, соснових, дубово-соснових лісах Малого і Волинського Полісся – *Synchthonius crenulatus* (Jacot, 1938), *Atropacarus clavigerus* Berlese, 1904), *Phthiracarus briobius* Jacot, 1930, *Trhypochthonius cladonicola* (Willmann, 1919). Остання група включає 6 видів панцирних кліщів - *Cosmochthonius ponticus* Gordeeva, 1980, *Liochthonius muscorum* Forsslund, 1964, *Eulohmannia ribagai* Berlese, 1910, *Heminothrus thori* (Berlese, 1904), *Trimalaconothrus glaber* (Michael, 1888), *Nanhermannia elegantula* Berlese, 1913, які розповсюджені в Українських Карпатах і прилеглих рівнинних до них територіях Розточчя, Опілля. Ці види також присутні на Західному Поділлі, а саме в хвойних, широколистяних, змішаних лісах і деяких луках. В цілому представники з 10 родин розповсюджені у всіх провінціях заходу України і Карпатах, а 9 тільки в одній, інші в двох.

Чисельність угруповань орібатид залежить від багатьох умов і змінюється у великих межах по всьому регіону. В біоценозах Українських Карпат найщільніше заселені примітивними орібатидами ґрунт і підстилка гірських широколистяних лісів - до 35 тисяч екз/м². На нижчих висотах в букових та дубових лісах Передкарпаття і Закарпаття їх чисельність досягала до 16 тис. екз/м².

У рівнинних зональних ценозах Західної України чисельність нижчих орібатид змінювалася у великих межах, переважно, від декількох сотень до десятка і більше тисяч екз/м². Найщільніше заселені панцирними кліщами лучно-болотний масив Розточчя – 13 тис. і дубняки Опілля – до 8 тис. екз/м². В соснових і дубово-соснових лісах Волинського Полісся зони мішаних лісів чисельність орібатид досягала 1,8 тис., а

в широколистяних – тільки 1,4 екз/м², що є найменший з встановлених показників чисельності комплексів примітивних орібатид на рівнині заходу України [6].

Чисельність угруповань макропілинових кліщів нижча на рівнині ніж в гірських районах Карпат. Крім цього було зареєстровано, що середня чисельність угруповань нижчих орібатид у широколистяних ценозах вища, ніж у мішаних.

В окремих азональних ценозах Українських Карпат фауністичне видове багатство нижчих орібатид (загальний потенціал дорівнює 2,7 - абсолютна сумарна кількість видів які зареєстровані в окремих поясах) найбільший в передгірських фітоценозах - 62 види та гірських букових ценозах - 60. В рівнинних зональних біоценозах заходу України потенціал видового багатства нижчих орібатид також високий в лісових масивах – до 73 видів (загальний потенціал по 3,2 в кожній). Зміни оригінальності видового багатства як по висотних азональних і зональних зон дуже різні від 3,3 до 27,1% (таблиця). Цікавими є карпатські ценози, де трапляється ряд степових видів, які можливо були занесені різними шляхами, наприклад, птахами (*Liochthonius plumosus Mahunka, 1969, L. sellnicki, Sellnickochthonius rostratus hungaricus (Balogh, 1943)*, та деякі інші) [3].

Таблиця. Видове багатство (ВБ) нижчих панцирних кліщів азональних і зональних провінцій або зон заходу України

Параметри видового багатства	Українські Карпати	Зона мішаних лісів	Лісостепова зона	Разом
Кількість родин	18	10	12	21
Кількість родів	36	19	23	36
Кількість видів	96	61	73	109
Кіл-сть оригінальних видів	26	2	8	-
Концентрація ВБ, %	88,1	56	67	-
Потенціал ВБ	2,7	3,2	3,2	3
Оригінальність ВБ, %	27,1	3,3	11	-

Примітка. Кількість оригінальних видів, це види примітивних орібатид, які зустрічалися тільки в одній із зон взагалі; Концентрація ВБ в % - частка видового багатства конкретної території зони від загальної ВБ дослідженого регіону; Потенціал ВБ – відношення кількості видів до числа родів у рамках певної зони та усєї території; Оригінальність ВБ – частка % в складі певної фауни оригінальних видів, які зустрічаються в окремій зоні від відношення до загального видового складу всього регіону [2].

Концентрація видового багатства (ВБ) – 88,1%, а особливо, оригінальність ВБ - 27,1% найвища в азональних ценозах Українських Карпат, але потенціал ВБ, по 3,2%, навпаки вищий в зональних біоценозах, що говорить о більш рівних умовах середовища в цих зонах. Таким чином, ми бачимо, що всі параметри видового багатства, крім потенціалу ВБ, вищий в Карпатах, а найменші ці показники в зоні мішаних лісів (таблиця).

Зміни просторово-типологічної структури орібатид визначаються подібністю видового складу та чисельністю особин в дослідженому регіоні. Ці зміни торкаються як зональних ландшафтів – мішаних лісових угруповань, широколистяних лісів лісостепу так і азональних Українських Карпат. Просторова неоднорідність подібності населення нижчих панцирних кліщів, виявляється на рівні родин, родів. При цьому в зональних біоценозах з зменшенням вологості при збільшенні висотності таксономічне багатство,

в основному, знижується. Ми припускаємо, що відхилення від даного основного тренду частіше всього пов'язане з антропогенною трансформацією рослинності.

Більшість виявлених примітивних панцирних кліщів характеризується широким розповсюдженням – космополітичним, голарктичним або палеарктичним ареалом. Всесвітнє поширення мають 21 вид або 19,3% (*Hypochthoniella minutissima* (Berlese, 1904), *Hypochthonius luteus* Oudemans, 1917, *H. r. rufulus* C.L.Koch, 1835, *Cosmochthonius lanatus* (Michael, 1885), *Sellnickochthonius suecicus* (Forsslund, 1942), *S. immaculatus*, *Atropacarus striculus* (C.L.Koch, 1835), *Phthiracarus laevigatus* (C.L.Koch, 1841), *M. minima*, *Mesotritia nuda* (Berlese, 1887), *Camisia segnis* (Hermann, 1804), *Trhypochthonius tectorum* (Berlese, 1896), *Trimalaconothrus maior* (Berlese, 1910), *Nanhermannia nana* (Nicolet, 1855), ін.). Голарктичні види складають біля половини (41,3%) від загального їх списку, палеарктичні менше третини (21,1%), більшість з них є транспалеаркти (таблиця 3.9).

Інші представники нижчих орібатид мають різні європейські ареали (загалом 12,8%), в тому числі центрально-, східно-, західно європейські та деякі ін - *Hypochthonius rufulus europaeus* Krivolutsky, 1965, *Eobrachychthonius setus* Sergienko, 1992, *Atropacarus clavigerus* Berlese, 1904), *A. ochraceus* (Niedbala, 1983), *Steganacarus spinosus* (Sellnick, 1920), *Nothrus lucunosus* Sergienko & Melamud, 1993, *Trimalaconothrus mirabilis* Sergienko & Melamud, 1993, *Nanhermannia komareki* Kunst, 1956. Більшість цих видів розповсюджені в азональних біоценозах регіону. Близько третини з них включає види з остаточно не встановленими, на цей час, ареалами, наприклад *C. ponticus*, *A. ochraceus*, *N. komareki*. Характерною рисою для цих кліщів є відносно велика частка видів, які мозаїчно розповсюджені в Європі і на території заходу України.

Таким чином, фауна нижчих орібатид західної України малоспецифічна і представлена в своїй більшості голарктичними та палеарктичними видами, з відносно низьким рівнем ендемізму (2,8%).

Література

1. Беклемишев В.Н. Термины и понятия, необходимые при количественном изучении популяций эктопаразитов и нидиколов. // Зоол. журнал. - 1961. – Т. 40, вып. 2. – С. 149-158.
2. Владимірова Н.В. Пространственно-типологическая организация населения панцирных клещей (Acariformes: Oribatida) Северо-Восточного Алтая. – Автореф. дис. ...канд. биол. наук. – Новосибирск: Ин-т сист-ки и экологии животных СО РАН, 2010. – 21 с.
3. Криволицкий Д.А., Лебрен Ф., др. Панцирные клещи. – М.: Наука, 1995. – 224 с.
4. Маринич О.М., Ланько А.І., Щербань М.І., Щищенко П.Г. Фізична географія Української РСР. – Київ: Вища школа, 1982. – 207 с.
5. Меламуд В.В. Панцирные клещи Украинских Карпат. – Львов, 2003а. – 151 с.
6. Меламуд В.В. Панцирные клещи (Acariformes, Oribatei). // Экология и фауна почвенных беспозвоночных Западного Вольно-Подолья. – Киев: Наук. думка, 2003б. – С. 70–100.
7. Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. – М.: Мысль 1975. – 224
8. Karppinen E., Melamud V.V., Miko L., Krivolutsky D.A. Further information on the oribatid fauna (Acarina, Oribatei) of the northern palearctic region: Ukraine and Czechoslovakia. // Entomol. Fennica. – 1992. – Vol. 3. – S. 41-56.
9. Subias L. Listado sistematico, sinonimico y biogeografico de los acaros oribatidos (Acariformes: Oribatida) del Mundo. – Publicado originalmente en Graellsia, 60 (Universidad Complutense. Madrid) - 2009. – 547 p.

**СИНУРБИЗАЦИЯ И ОСОБЕННОСТИ ХОРОЛОГИИ ПТИЦ В ГОРОДСКИХ
ЛАНДШАФТАХ
(SYNURBIZATION AND PECULIARITIES OF AVIAN CHOROLOGY IN URBAN
LANDSCAPES)**

Морозов Н.С.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва,
e-mail: moroz_ov@orc.ru

Анализ процессов, обусловленных урбанизацией, важен для разработки целого ряда фундаментальных проблем экологии и эволюции, к которым относится и вопрос о механизмах, определяющих соотношение видового богатства и численности, хорологию видового разнообразия. В последнее время экологи и биогеографы все чаще пишут о «гомогенизации» биоты в масштабе обширных областей, имея в виду увеличение сходства между региональными фаунами или флорами, а также между таксономической структурой животного населения или растительности разных регионов. Эти процессы являются следствием успешного расселения и роста численности ряда относительно широко распространенных синантропных и интродуцируемых видов на фоне сокращения численности и исчезновения многих местных форм. Урбанизация считается одной из главных первопричин гомогенизации биоты [8].

Феномен повышения плотности населения и/или увеличения степени количественного доминирования отдельных видов в некоторых биотопах трансформированных территорий (по сравнению с природными ландшафтами) неоднократно затрагивался в орнитологической литературе [2, 4, 13]. Что касается урболандшафтов, он ассоциируется в первую очередь с участками собственно застройки: общее число видов на них обычно невелико, но при этом высока численность явных, в том числе облигатных синантропов. Однако на озелененных и природных территориях городов и у целого ряда менее синантропных видов формируются группировки с повышенной, подчас беспрецедентно высокой, плотностью населения [12].

В конце 1970-х гг. польские териологи [1], публикуя результаты сравнительного исследования городской и загородной группировок полевой мыши (*Apodemus agrarius*), сочли целесообразным предложить отдельный термин – «синурбизация» – для обозначения процесса приспособления популяций диких животных к условиям городской среды. Понятие применимо как к аборигенным, так и к чужеродным видам. Синурбизация является особым случаем, одной из форм синантропизации [5, 6]. У некоторых видов млекопитающих и птиц городские группировки приобрели специфические черты поведения и экологии (уменьшение размеров индивидуальных территорий, повышенная толерантность к людям, регулярное использование антропогенных субстратов и материалов для строительства гнезд и др.), одной из которых и являются необычно высокие максимальные значения плотности населения. Учитывая эти особенности, многие специалисты считают возможным говорить о городских популяциях. Вместе с тем, у подавляющего большинства таких видов, в том числе черного дрозда (*Turdus merula*) и вяхиря (*Columba palumbus*), считающихся классическими примерами синурбизации, городские группировки существуют пока лишь на части ареала. Возникновение последних в разных городах, даже в пределах сравнительно небольших регионов, происходит весьма неравномерно [7, 10].

В Западной и Центральной Европе процессы синурбизации у птиц начались раньше, проявились у большего числа видов и зашли «в среднем» дальше, чем в европейской части России, что, очевидно, во многом обусловлено различиями в характере и степени антропогенной трансформации этих территорий. Так, среди видов, в период гнездования в той или иной мере связанных с древесной растительностью, примеры этого процесса (большой частью не столь выразительные, как вяхирь и черный дрозд) во многих или некоторых регионах западной части континента дают обыкновенная пустельга (*Falco tinnunculus*), сорока (*Pica pica*), сойка (*Garrulus glandarius*), певчий дрозд (*Turdus philomelos*), рябинник (*T. pilaris*), большая синица (*Parus major*) и ряд других. На востоке Европы пока далеко не у всех из них наблюдается явная тенденция к формированию городских группировок, однако у некоторых этот процесс успел зайти достаточно далеко или, по крайней мере, начался. Серая ворона (*Corvus cornix*) является едва ли не единственным представителем данной биотопической группы, синурбизация которого в европейской части России превзошла таковую в других областях Европы.

Согласно некоторым обобщениям, всеядность и зерноядность, гнездование в укрытиях и оседлость создают исходные преимущества в освоении городов [2-4], что в немалой степени определяет структуру населения птиц собственно застроенных территорий. Однако даже среди наиболее «продвинутых» синурбанистов немало представителей других экологических групп. Это тем более справедливо в отношении всей совокупности видов, более или менее регулярно встречающихся в городских ландшафтах. В европейской авифауне уже сейчас не менее половины таксонов высокого ранга (отрядов, семейств) и многие рода имеют своих более или менее успешных «представителей» в сообществах птиц некоторых урболандшафтов. Разумеется, число видов млекопитающих и птиц, которые в тех или иных частях своих ареалов успешно освоили или осваивают города и пригороды, продолжает увеличиваться не только в Европе. Несмотря на существенные «издержки» обитания в городской среде, синурбизация становится одним из важнейших глобальных факторов хорологии птиц. В чем причины распространения и масштабности этого процесса? Чем для птиц, особенно не связанных с антропогенными биотопами (например, ряда лесных) видов, привлекательны городские аналоги или «заменители» их местообитаний в природных ландшафтах? Какие механизмы делают возможным формирование у ряда видов в некоторых биотопах урболандшафтов, например в парках и городских лесных массивах, локальных популяций с повышенной плотностью (что сопряжено с уменьшением размеров гнездовых территорий)? Почему этому повышению плотности населения не препятствуют «должным образом» те факторы, которые ограничивают ее в природных ландшафтах?

Теоретически, феномен повышенной плотности населения ряда видов в городских биотопах может быть обусловлен: 1) экологическим высвобождением – ослаблением «негативных» воздействий со стороны других видов (межвидовой конкуренции, хищничества, паразитизма) – вследствие обеднения видового состава или уменьшения силы самих воздействий; 2) отсутствием или ослаблением преследования (ряда видов) человеком (например, водоплавающих птиц из-за невозможности отстрела); 3) повышенным обилием и/или доступностью ресурсов (например, пищи или мест для устройства гнезд) в биотопах города; 4) благоприятными абиотическими условиями в городе; 5) пониженной дальностью дисперсии молодых и/или взрослых особей из-за резкости границ и структурных отличий между фрагментами местообитаний вида (например, «островками» древостоя широколиственных пород) и непригодными для его обитания участками (например, сплошной городской застройкой) – при условии избыточности ресурсов вида в его местообитаниях до

повышения плотности населения. Вторую причину можно рассматривать и как частный случай первой. Перечень не претендует на исчерпывающую полноту, а предполагаемые причины не являются независимыми друг от друга (например, 1-я и 3-я).

Литературные данные и результаты наших исследований на территории Москвы [9] позволяют утверждать, что ни одно из этих объяснений нельзя считать универсальным. Иными словами, повышение плотности населения птиц вряд ли обусловлено единственным ведущим фактором (например, благоприятными кормовыми условиями или низким уровнем хищничества), тем более одним и тем же у разных видов, в разных типах городских биотопов и регионах. Так, некоторые специалисты (например [11, 12]) приводят весомые аргументы в пользу гипотезы, согласно которой оно происходит преимущественно за счет повышения успеха размножения и выживаемости взрослых особей благодаря (временному) отсутствию во многих городах всех или части наиболее значимых хищников, таких как лесная куница (*Martes martes*). В то же время имеются данные о том, что у некоторых видов формирование группировок с повышенной плотностью населения в городских лесопарках может происходить и в условиях (довольно) высоких численности и активности разоряющих гнезда хищников. Успех гнездования видов-жертв при этом не настолько высок, чтобы предполагать его ключевую роль [9].

Современный город – по эволюционным меркам очень молодой, к тому же быстро «распространяющийся» и изменяющийся, ландшафт. Вместе с тем, даже расположенные в сходных природных условиях и занимающие одинаковую площадь города зачастую не похожи, поскольку находятся в странах или регионах, различающихся историей, культурой и уровнем развития. Такие особенности городов и пригородов, как степень мозаичности и резкость контрастов между фрагментами биотопической мозаики, не могут не влиять на процессы формирования городских популяций разных видов. Несомненно исключительная перспективность урболандшафтов как модельного объекта для изучения факторов и механизмов хорологии биологического разнообразия в разных пространственных масштабах. Поскольку синурбизация является процессом длительным, приоритетными должны стать многолетние исследования. Убедительно показано [11], что результаты кратковременных работ в этой области, интерпретируемые вне исторического контекста, не способны дать адекватного представления, особенно если при анализе они механически объединяются с аналогичными данными из других городов и регионов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 11-04-00941-а), программ поддержки ведущих научных школ РФ (НШ-65220.2010.4), Президиума РАН «Биологическое разнообразие» и «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем».

Литература

1. Andrzejewski R., Babicka-Werka J., Gliwicz J., Goszczycki J. Synurbization processes in an urban population of *Apodemus agrarius*. Characteristics of population in urbanization gradient // Acta Theriologica. – 1978. – 23. – Pp. 341-358.
2. Bezzel E. Birdlife in intensively used rural and urban environments // Ornis Fennica. – 1985. – 62. – Pp. 90-95.
3. Chace J.F., Walsh J.J. Urban effects on native avifauna: a review // Landscape and Urban Planning. – 2006. – 74. – Pp. 46-69.
4. Konstantinov V.M. Anthropogenic transformations of bird communities in the forest zone of the Russian Plain // Acta Ornithologica. – 1996. – 31. – Pp. 53-58.

5. Luniak M. Synurbization – adaptation of animal wildlife to urban development // Proceedings of the 4th International Symposium on Urban Wildlife Conservation. – Tucson, 2004. – Pp. 50-55.
6. Luniak M. Synurbization – a new phenomenon in animal wildlife // *Ecologia Urbana*. – 2009. – 21, No 1. – Pp. 12-14.
7. Luniak M., Mulsow R., Walasz K. Urbanization of the European Blackbird – expansion and adaptations of urban population // *Urban Ecological Studies in Central and Eastern Europe*. – Wrocław, 1990. – Pp. 186-199.
8. McKinney M.L. Urbanization as a major cause of biotic homogenization // *Biological Conservation*. – 2006. – 127. – Pp. 247-260.
9. Morozov N.S. A city as an object for synecological studies: a search for density compensation among birds breeding in urban woodland // *Species and Communities in Extreme Environments*. – Sofia-Moscow, 2009. – Pp. 459-520.
10. Tomiałoć L. The urban population of Woodpigeon *Columba palumbus* Linnaeus, 1758, in Europe – its origin, increase and distribution // *Acta Zoologica Cracoviensia*. – 1976. – 21, No. 18. – Pp. 585-631.
11. Tomiałoć L. Breeding ecology of the Blackbird *Turdus merula* studied in the primaeval forest of Biaiowieża (Poland). Part 2. Reproduction and mortality // *Acta Ornithologica*. – 1995. – 29. – Pp. 101-121.
12. Tomiałoć L. Breeding bird densities in some urban versus non-urban habitats: the Dijon case // *Acta Ornithologica*. – 1998. – 33. – Pp. 159-171.
13. Tomiałoć L. An East-West gradient in the breeding distribution and species richness of the European woodland avifauna // *Acta Ornithologica*. – 2000. – 35. – Pp. 3-17.

**ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ВАРЬИРОВАНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ ФЛОРЫ
СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ
(GEOGRAPHICAL PATTERNS OF VASCULAR PLANT FLORA DIVERSITY IN
EASTERN EUROPE)**

Морозова О.В.

Институт географии РАН, Москва

e-mail: moroz_ov@orc.ru

Варьирование разнообразия в масштабе континента во многом определяется макрогеографическими факторами, среди которых ведущая роль принадлежит климату. Согласно гипотезе «богатство–энергия» разнообразие видов является функцией доступной энергии, которая служит детерминирующим ресурсом. В развитие этой гипотезы Э. О’Брайен [9] предложила теоретическую модель, которая учитывает два необходимых для жизнедеятельности организмов показателя: энергию и воду. Рядом авторов [11] высказано предположение, что относительная значимость «энергии» и «воды» меняется с широтой, что связано с идеей обусловленности географической зональности соотношением радиационных факторов и увлажнения [2, 3]. Причем, по утверждению Ф.Н. Милькова [3], основной фактор дифференциации ландшафтов и, соответственно, уровня разнообразия биоты зависит от типа географического пояса: в полярном поясе критическим является термический фактор, а в умеренном и субтропическом – увлажнение. Р. Уиттекер и соавторы [11] при исследовании связи числа видов разных биотических групп с переменными «энергии» и «воды» для территории Западной Европы продемонстрировали, что пространственная привязка «переключателя» основного фактора меняется в зависимости от типа биотической группы. Для растений в модели участвуют оба типа факторов, а «переключение» заключается в смене сезонных показателей температуры и увлажнения.

Пространственные тренды разнообразия флоры Восточной Европы рассмотрены нами на основании литературных материалов по 184 локальным флорам (ЛФ). В анализ вошли сведения только по сосудистым растениям, мохообразные и лишайники не рассматривались; далее термин «флора» употребляется в этом контексте. Для каждой точки (ЛФ) учтено число аборигенных дикорастущих видов, адвентивные, или чужеродные, виды исключены из анализа.

Основная закономерность в изменении разнообразия флоры Восточной Европы – рост числа таксонов на широтном градиенте от тундр до юга зоны широколиственных лесов и лесостепи и снижение в зонах степей и аридных пустынь. Аналогичная тенденция характерна и для пропорций флор, и для удельного таксономического богатства, оцененного как среднее число таксонов для зональных категорий, и для пространственного разнообразия флоры, представленного ошибкой средних величин (таблица). В первую очередь широтные тренды разнообразия флоры определяются климатом. Ранее нами проанализирована зависимость таксономического богатства флоры Восточной Европы от климата [4, 5], которая может быть представлена следующей моделью: $\ln(\text{богатство}) = a + [b(\text{энергия}) - c(\text{энергия})^2] + [d\ln(\text{вода}) - e\ln(\text{вода})^2]$, где \ln – натуральный логарифм, a, b, c, d, e – постоянные, а в качестве независимых переменных использованы сумма температур выше 10 °С, дефицит насыщения воздуха водяным паром (с августа по октябрь) (факторы «энергии») и сумма осадков зимне-весеннего периода (с февраля по апрель) (фактор «воды»). Эти климатические показатели отобраны с помощью регрессионных моделей по наибольшему коэффициенту детерминации из значительного множества переменных,

характеризующих температуру и влажность воздуха, количество осадков за разные периоды.

Согласно одной из концепций, биологические системы в той или иной степени обладают модульной организацией, т.е. состоят из блоков или модулей; применительно к флоре и фауне речь идет о композиции таксонов. Блочный принцип организации подразумевает наличие свойств целостности у таксонов надвидового уровня [6, 7]: у родов, семейств и у других крупных таксонов. Подтверждением этой теории могут служить 1) несовпадение критических точек градиентов разнообразия у разных таксономических категорий в пространстве, 2) индивидуальные широтные тренды у таксонов надвидового ранга как результат их адаптивной целостности.

Таблица. Показатели разнообразия флоры сосудистых растений для различных зональных и подзональных категорий Восточной Европы

Количественные показатели		Зональные и подзональные категории										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Число ЛФ		6	21	7	30	20	27	39	12	10	11	1
Число видов (в)	среднее	179,2	206,4	275,7	382,3	503,0	535,3	607,6	699,2	759,3	487,0	174
	минимум	155	126	207	257	437	449	385	596	503	345	
	максимум	195	290	321	600	582	704	810	861	999	710	
	ош. средн.	6,45	8,67	15,34	14,91	9,40	10,55	18,28	23,17	47,84	33,66	
Число родов (р)	среднее	91,3	117,5	158,7	205,4	254,4	283,1	311,9	344,8	353,4	259,6	130
	минимум	79	84	120	132	230	241	207	298	269	203	
	максимум	105	150	187	297	283	353	383	391	409	346	
	ош. средн.	3,96	3,59	8,75	7,05	3,85	5,23	7,35	7,64	13,02	13,57	
Число семейств (с)	среднее	37,5	47,2	56,7	68,8	81,1	89,5	91,6	97,2	95,3	67,5	38
	минимум	32	39	45	54	72	77	68	84	73	45	
	максимум	44	58	63	84	90	100	102	106	106	83	
	ош. средн.	1,80	1,10	2,28	1,41	1,32	1,13	1,22	1,84	3,16	3,88	
В/с	среднее	4,80	4,35	4,85	5,63	6,22	5,99	6,61	7,19	7,92	7,22	4,58
	минимум	4,16	3,23	4,58	3,95	5,48	5,04	4,58	6,63	6,89	6,05	
	максимум	5,27	5,78	5,73	7,23	7,23	7,18	8,29	8,50	9,79	8,55	
	ош. средн.	0,17	0,13	0,16	0,16	0,11	0,11	0,16	0,19	0,32	0,24	
Р/с	среднее	2,44	2,48	2,79	2,98	3,14	3,16	3,40	3,55	3,71	3,88	3,42
	минимум	2,12	2,12	2,53	2,22	2,73	2,71	2,58	3,28	3,57	3,46	
	максимум	2,65	2,92	3,21	3,58	3,53	3,60	3,98	3,92	3,93	4,51	
	ош. средн.	0,07	0,04	0,09	0,07	0,04	0,05	0,06	0,06	0,06	0,10	
В/р	среднее	1,97	1,75	1,74	1,89	1,98	1,89	1,94	2,02	2,13	1,86	1,34
	минимум	1,74	1,50	1,66	1,68	1,82	1,74	1,75	1,81	1,87	1,69	
	максимум	2,13	1,99	1,81	2,15	2,40	1,99	2,20	2,20	2,49	2,05	
	ош. средн.	0,05	0,03	0,02	0,02	0,03	0,01	0,02	0,03	0,07	0,04	
Доля 10 ведущих семейств	среднее	70,9	63,4	62,5	58,2	56,6	55,1	54,6	55,5	60,1	66,1	76,3
	минимум	62,8	58,5	57,5	54,1	53,8	52,3	50,5	53,0	56,6	63,8	
	максимум	76,1	67,0	66,8	64,5	63,8	59,7	58,1	57,9	67,8	70,2	
	ош. средн.	1,86	0,54	1,13	0,67	0,58	0,39	0,34	0,61	0,84	1,11	
Н (в р)		4,194	4,441	4,741	4,954	5,108	5,292	5,336	5,435	5,414	5,208	4,763
Н (р с)		3,184	3,365	3,449	3,637	3,759	3,836	3,835	3,811	3,650	3,423	2,948
Н (в с)		3,062	3,282	3,388	3,531	3,623	3,715	3,718	3,708	3,552	3,299	2,865
Доля С1		0,432	0,433	0,392	0,376	0,409	0,417	0,411	0,370	0,382	0,387	0,500
Доля Р1		0,614	0,678	0,691	0,660	0,670	0,689	0,685	0,648	0,629	0,657	0,753

Примечание. 1 – северные тундры; 2 – южные тундры; 3 – лесотундра; 4 – северная тайга; 5 – средняя тайга; 6 – южная тайга; 7 – широколиственно-хвойные леса; 8 – широколиственные леса; 9 – лесостепь; 10 – степная зона; 11 – типичные пустыни. Ош. средн. – ошибка среднего, С1 – одновидовые семейства, Р1 – одновидовые рода, Н – показатель Шеннона-Уивера (сложность систематической структуры).

Для флоры Восточной Европы пространственное расположение максимальных градиентов у видов, родов и семейств при внешней схожести широтных трендов их богатства несколько различается, хотя не столь очевидно, как для флор других континентов, например, Северной Америки [10]. Нарастание числа видов в ЛФ идет вплоть до лесостепи, а число семейств достигает максимального уровня уже в зоне широколиственных лесов. Помимо этого максимум изменения числа таксонов надвидового ранга на 1 градус широты лежит севернее, чем максимум пополнения флор новыми видами [5, 8].

В большей степени блочный принцип проявляется в том, что ведущие семейства ЛФ равнинной части Восточной Европы (анализ проведен без учета Кавказа, горного Крыма и Карпат) демонстрируют индивидуальные широтные тренды удельного веса, или доли семейства от общего видового богатства локальной флоры. Можно выделить следующие тренды. 1. Увеличение доли семейств (у *Asteraceae*, *Lamiaceae*, *Fabaceae*) с севера на юг. 2. Снижение удельного веса семейств в южном направлении (у *Ranunculaceae*, *Salicaceae*, *Ericaceae*, *Cyperaceae*, *Juncaceae*). 3. Более или менее равномерное распределение долей на всем рассмотренном широтном градиенте (у *Scrophulariaceae*, *Polygonaceae*). 4. Унимодальный тренд с повышением удельного веса семейства в экстремальных условиях (в арктических и аридных областях), как у *Brassicaceae* и *Poaceae*. Близкое по типу распределение имеет *Caryophyllaceae*, хотя у гвоздичных большой удельный вес наблюдается только в высоких широтах. 5. Противоположный «горбатый» тренд – у *Rosaceae* и *Orchidaceae*, у которых до определенной широты сначала происходит нарастание доли семейства в ЛФ, а затем – ее постепенное снижение. Для родов, как и для семейств, характерны различные варианты изменения непосредственного видового богатства рода и его удельного веса в ЛФ на широтном градиенте [4, 5].

Одна из причин разнонаправленности трендов может быть связана с гетерохронностью флоры, т. е. с набором в ее составе таксонов разного эволюционного возраста, соотношение которых меняется на широтном градиенте. В ЛФ Восточной Европы удельный вес групп высших растений, таких, как семейства *Ariaceae*, *Lamiaceae*, *Fabaceae*, *Asteraceae*, содержащих бóльший процент относительно молодых с эволюционной точки зрения и более продвинутых по некоторым характеристикам видов, выше в ЛФ более низких широт по сравнению с тундровой зоной и севером бореальной. Семейства, в которых преобладают виды с более примитивными признаками, и которые в целом относятся к более низкому филогенетическому уровню (*Ranunculaceae*, *Salicaceae*), имеют противоположный тренд и сохраняют значительный процент видов в северных районах (тундре, лесотундре и на севере лесной зоны), тогда как южнее (в лесостепной и степной зонах) их доля невелика [4]. Изменение таксономического богатства на широтном градиенте в зависимости от «примитивности–продвинутости» подтверждает анализ соотношения примитивных и продвинутых эколого-физиологических типов, проведенный Ю.В. Гамалеем [1] для двудольных растений по характеристикам терминальных пучков и мезофиллу листа. Им показано, что в зональных типах растительности с ростом вектора экстремальности климатических условий уменьшается доля таксонов с продвинутыми структурными типами и увеличивается доля с примитивными.

Системный характер флоры проявляется не только в индивидуальном характере трендов разных таксонов, но и в дифференцированной зависимости их богатства от факторов среды. Для флоры Восточной Европы показано, что при повышении иерархического ранга таксонов основные климатические переменные, от которых зависит уровень разнообразия, во многом остаются те же, что и для зависимости числа видов. Однако в модели зависимости числа семейств от климата у температурного

показателя снижается порог необходимого для вегетации тепла, а также немного уменьшается роль влажности. Последнее выражается в том, что в модели участвует только линейный параметр этой переменной [4, 5]. Все же такой показатель, как число таксонов, не отражает в полной мере экологической специфики таксонов, которая проявляется при рассмотрении зависимости отдельных родов и семейств от факторов среды. Для отдельных семейств основной тип зависимости числа видов семейства от суммы температур вегетационного периода сохраняется неизменным и имеет вид параболы, однако форма кривой и соответственно ее параметры (характер наклона, положение максимума) для отдельных семейств индивидуальны [5]. Разнонаправленные тренды и соответственно разный характер зависимости от климатических факторов имеют и ведущие рода. Причем у некоторых родов не только меняются параметры модельных кривых, но и тип самой зависимости, что, например, характерно для родов *Artemisia* и *Centaurea*, поскольку у этих таксонов наблюдается резкое нарастание присутствия рода в семиаридных и отчасти аридных областях.

Таксоны разного иерархического ранга имеют общие тенденции в изменении богатства с севера на юг, однако при этом «ведут себя» как единое целое. Широтные тренды богатства – скорее «закономерное преобразование таксономической структуры» [7, с. 522], чем просто процесс обогащения видами на широтном градиенте с севера на юг. Разный характер пространственных трендов основных показателей таксономической структуры флор Восточной Европы достаточно четко демонстрирует системную организацию флоры. Это проявляется не только в разнонаправленности трендов богатства отдельных таксонов на широтном градиенте и отсутствии единых рубежей в распространении у видов, родов и семейств, но и в разном характере зависимости таксономических показателей от условий среды. В целом можно сказать, что таксоны разного ранга обладают экологической спецификой. Вероятно, блочную структуру организации биоты можно рассматривать как один из механизмов, ответственных за пространственную дифференциацию разнообразия.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 09-04-00548).

Литература

1. Гамалей Ю.В. Экологическая дифференциация двудольных. I. Деревья и травы // Успехи современной биологии. – 2002. – Т. 122, № 1. – С. 55–72.
2. Григорьев А.А., Будыко М.И. О периодическом законе географической зональности // Доклады АН СССР. – 1956. – Т. 110. – С. 129–132.
3. Мильков Ф.Н. Географические пояса и периодическая система географических зон // Землеведение. Новая серия. – 1969. – Т. 8 (48). – С. 16–23.
4. Морозова О.В. Таксономическое богатство флоры Восточной Европы: факторы пространственной дифференциации. – М.: Наука, 2008. – 328 с.
5. Морозова О.В. Пространственные тренды таксономического богатства сосудистых растений Восточной Европы // Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сборник, посвященный 75-летию академика Юрия Ивановича Чернова. – М.; София: Товарищество научных изданий КМК; Pensoft Pbl., 2009. – С. 298–317.
6. Чернов Ю.И. Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами различных таксонов // Фауногенез и филоценогенез. – М.: Наука, 1984. – С. 154–174.
7. Чернов Ю.И. Экология и биогеография. Избранные работы. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 580 с.

8. Шмидт В.М. Зависимость количественных показателей конкретных флор европейской части СССР от географической широты // Ботанический журнал. – 1979. – Т. 64, № 2. – С. 172–183.
9. O'Brien E.M., Whittaker R.J., Field R. Climatic gradients in woody plant (tree and shrub) diversity: water-energy dynamics, residual variation, and topography // *Oikos*. – 2000. – Vol. 89, № 3. – P. 588–600.
10. Qian H. Spatial Pattern of Vascular Plant Diversity in North America North of Mexico and its Floristic Relationship with Eurasia // *Annals of Botany*. – 1999. – Vol. 83, № 3. – P. 271–283.
11. Whittaker R.J., Nogués-Bravo D., Araújo M.B. Geographical gradients of species richness: a test of the water-energy conjecture of Hawkins et al. (2003) using European data for five taxa // *Global Ecology and Biogeography*. – 2007. – Vol. 16, № 1. – P. 76–89.

WILD POLLINATOR COMMUNITIES ARE NEGATIVELY AFFECTED BY INVASION OF ALIEN GOLDENRODS IN GRASSLAND LANDSCAPES

Moroń D.

Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences, Kraków,
e-mail: dawidmoron@poczta.onet.pl

The increasing spread of invasive alien plants has changed biodiversity throughout the world. To date research in this area has focused on how invasive plant species affect pollinator behaviour, but there is a lack of data on the impact that alien plant species have on wild pollinator populations. Since their introduction in the 19th century, and rapid spread after the 1950s, alien goldenrods (*Solidago canadensis*, *Solidago gigantea*) have been among the most successful invasive plant species in Europe. We studied the effects of goldenrods on wild pollinator communities in SE Poland. The abundance, species richness and diversity of wild bees, hoverflies and butterflies were compared between wet meadows invaded by goldenrod (10 transects) and non-invaded controls (10 transects). Furthermore, we compared the plant diversity and average cover between the two groups of sites. Invasion of goldenrods had a very strong negative effect on wild pollinator diversity as well as abundance [2]. Plant diversity and average cover were also negatively affected by goldenrod invasion [2]. Wild pollinators were grouped according to their nesting and food specialization, but none were resistant to the invasion [2], indicating that introduced goldenrod may affect the entire wild pollinator community. Our study emphasises the urgent need to develop specific protection plans for wild pollinators in habitats threatened by foreign plants [1, 3] and we call for the introduction of programs to stop the invasion of goldenrod not only in Poland, but also on a continental scale.

Reference

1. Moroń D., Szentgyörgyi H., Wantuch M., Celary W., Westphal C., Settele J. & Woyciechowski M. Diversity of wild bees in wet meadows: implications for conservation // Wetlands. – 2008. – 28. – P. 975-983.
2. Moroń D., Lenda M., Skórka P., Szentgyörgyi H., Settele J. & Woyciechowski M. Wild pollinator communities are negatively affected by invasion of alien goldenrods in grassland landscapes // Biological Conservation. – 2009. – 142. – P. 1322-1332.
3. Moroń D., Szentgyörgyi H., Grześ I., Wantuch M., Rożej E., Laskowski R. & Woyciechowski M. The effect of heavy metal pollution on development of wild bees // Atlas of biodiversity risks – from Europe to the globe, from stories to maps (eds J. Settele et al.). – Pensoft, Sofia & Moscow, 2010. – P. 224-225.

**ПОШИРЕННЯ АДВЕНТИВНОГО ВИДУ СОНЕЧКА *HARMONIA AXYRIDIS*
(COLEOPTERA: COCCINELLIDAE): СУЧАСНИЙ СТАН ТА ПРОГНОЗ
(DISTRIBUTION OF THE INVASIVE LADY-BIRD SPECIES OF *HARMONIA*
AXYRIDIS (COLEOPTERA: COCCINELLIDAE): PRESENT AND PREDICTED
FUTURE HOME RANGE)**

Некрасова О.Д., Титар В.М.

Інститут зоології НАН України, м. Київ
e-mail: oneks@mail.ru, vtytar@gmail.com

Інтерес до 19-крапкового сонечка (або сонечка-арлекіна) *Harmonia axyridis* (Pallas) (*Coleoptera: Coccinellidae*) останнім часом особливо зріс у зв'язку з його інвазією і надзвичайно швидким поширенням, починаючи з кінця минулого століття, в Північній Америці і в Європі [1]. Батьківщиною жука є Східна Азія - Китай і частина Сибіру. Спочатку завезений в ряд країн Західної Європи для використання в якості агента біологічної боротьби з попелицями, які завдають шкоди культурним рослинам. Встановлено, що в природному середовищі *H. axyridis* становить істотну конкуренцію аборигенним видам кокцинелід. Крім того, жуки можуть ушкоджувати яблука, груші та виноград. Тому в Глобальній базі даних інвазійних видів *H. axyridis* віднесений до 100 найбільш небезпечних. В іншому аспекті вигляд може представляти занепокоєння людині тим, що жуки можуть в масі забиватися для зимівлі в житлові приміщення, кусати людей і викликати алергічні реакції. В Україні поселення жуків виявлено у Києві [2] та на Закарпатті (Берегове, Чоп)[3].

Оскільки процес просування сонечка-арлекіна ще, на нашу думку, триває, цікавим є прогноз меж цього просування, зокрема в Східній Європі, та аналіз стану популяції *H. axyridis* на крайніх його «форпостах», взявши для прикладу Київ.

Матеріал та методика. Для поглибленого з'ясування поширення видів останнім часом створюються відповідні комп'ютерні моделі. При цьому використовується новітня технологія геоінформаційних систем. Прогноз поширення видів на основі цих моделей став важливим компонентом у плануванні заходів, направлених на мінімізацію шкоди від адвентивних видів [4, 5]. Для цього розроблені різноманітні підходи та методичні алгоритми, які знайшли своє комп'ютерне втілення у відповідному програмному забезпеченні. У більшості випадків ці моделі базуються на особливостях зв'язків між параметрами навколишнього середовища в відомих місцях перебування виду. Це так званий кореляційний підхід. Цим з'ясовується комплекс умов завдяки яким популяції цього виду можуть існувати, а просторовий розподіл місць, де умови складаються саме в такий комплекс розглядається як модель ареалу цього виду. Коротко це виглядає так. До комп'ютерної програми (нами використане програмне забезпечення DIVA GIS, <http://www.diva-gis.org/>) вводяться точки звідки вид відомий. На основі інформації, що міститься в окремих електронних шарах (а кожний параметр, наприклад, середньорічна температура по Україні, представлений окремим шаром), складається модель екологічної ніші, де комбінуються значення різних факторів навколишнього середовища, в межах яких вид може існувати. Далі, повертаючись у географічну площину процесу моделювання, відбувається пошук на електронній карті територій (з урахуванням тематичних шарів), де визначена комбінація (тобто, ніша) присутня. Сукупність цих територій і складає модель ареалу. При цьому нами використано 19 тематичних шарів, які представляють набір біокліматичних параметрів (див. <http://www.worldclim.org/>). Через нерівномірність реєстрацій *H. axyridis* ми

використали рандимізовану вибірку з 261 геокодованих реєстрацій місцезнаходжень *H. axyridis* з Азії, Європи та Північної Америки. Екологічну нішу *H. axyridis* характеризували за всіма 19 наведеними біокліматичними параметрами. Ніші з різних частин сучасного ареалу виду порівнювали методом неметричного багатомірного шкалювання (PAST, <http://folk.uio.no/ohammer/past/index.html>).

Стан популяції сонечка-арлекіна в Києві оцінювали по фенотипному складу його та динаміки. За трирічний період (осінь 2009, 2010, весна 2011 рр.) було виявлено і досліджено близько 20 поселень сонечка-арлекіна в місті та його околицях. При цьому реєстрували всі виявлені особини за допомогою цифрового фотоапарата Olympus SP570UZ, частина особин була зібрана для колекції Інституту зоології НАН України. Опрацьовано 1125 екз. жуків. Вивчали фон і забарвлення надкрила за стандартними методами [6]. Картографічний супровід здійснювався за допомогою програми OziExplorer v.3.95.4m. Статистична обробка проводилася за допомогою Statistica for Windows v.8.0.

Результати. Спираючись на уявлення про консервативність екологічної ніші [7], можна очікувати, що види, які потрапили на нову територію, дотримуватимуться тих же екологічних «правил», що і на батьківщині. Моделювання екологічної ніші показало, що багатомірна модель європейської популяції сонечка-арлекіна дійсно є елементом моделі екологічної ніші виду з нативного (азійського) ареалу. Так, якщо екологічну нішу виду з різних частин його сучасного ареалу представити полігонами, що охоплюють крайні точки кожної з частин (рис.1), то при цьому найбільший полігон, який майже повністю накриває всі інші, відповідає азійській частині ареалу, менший – американській, а ще менший – європейській.

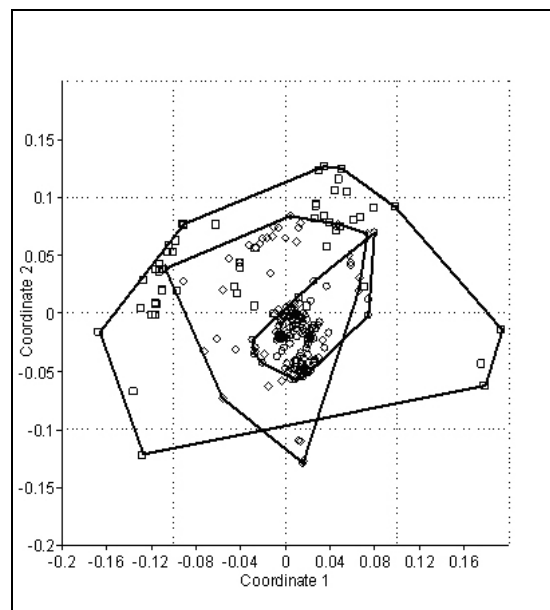


Рис. 1. Екологічна ніша *Harmonia axyridis* з різних частин ареалу виду у просторі двомірної координатної системи, отриманої методом неметричного багатомірного шкалювання (див. пояснення в тексті).

З одного боку це є наслідком того, що в Європу сонечка-арлекіни потрапили з обмеженого пулу (найімовірніше особин завезли з Китаю), а з іншого це є свідченням відсутності специфічних адаптивних процесів до нових умов перебування (або ж їхній вкрай низький темп).

Картографічна модель вказує, що поширення *H. axyridis* може продовжитися в Європі в східному напрямку. Вид, як вказувалось, вже потрапив на територію України, хоча найоптимальніших умов тут для нього немає. При цьому він може зайняти щонайменше більшу частину Львівської та Закарпатської областей, частково Івано-Франківську та Чернівецьку; окремі популяції виду можуть виявитися в у великих містах (як це відбулося в Києві). Є умови для його перебування в Криму (південний макросхил Кримських гір та південне узбережжя). Прогнозовані на 2050 р. кліматичні зміни дещо вплинуть на цю картину: посиляться присутність виду в західному регіоні країни і послабиться – в Криму (якщо він взагалі туди потрапить через «острівний» характер території та дієвість карантинних заходів, якщо вони будуть заздалегідь організовані).

Вивчення особин з Києва показало, що забарвлення фону надкрила представляє собою серію переходів від світлих (жовтих або червоних) форм до чорних з одним або п'ятьма світлими плямами на надкрила. Основні типи малюнка визначаються комбінаціями чотирьох звичайних алелів серії, розташованих за порядком домінування наступним чином: *conspicua* (C) > *spectabilis* (Sp) > *axyridis* (Ax) > *succinea* (s). У зв'язку з цим подальший аналіз вибірок проводився з урахуванням розподілу чотирьох реальних фенотипних класів (рис. 2): *conspicua*, *spectabilis*, *axyridis* і *succinea*, отриманих при об'єднанні відповідних гомо-і гетерозиготних за алеллю *succinea* фенотипів [6].

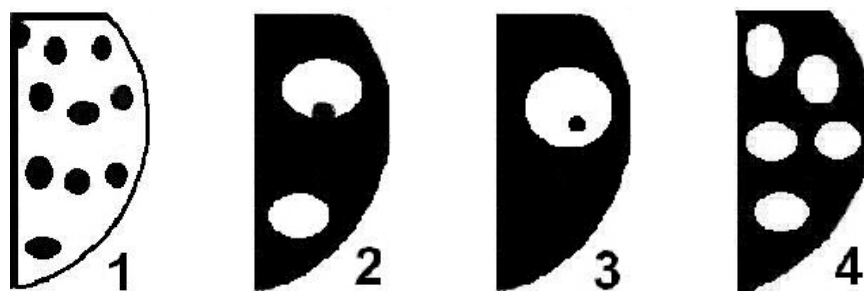


Рис. 2. Основні форми *Harmonia axyridis*: 1 - *succinea* (s), 2 - *spectabilis* (Sp), 3 - *conspicua* (C), 4 - *axyridis* (Ax), розташовані за ступенем трапляння.

За весь період дослідження спостерігалось стабільне процентне співвідношення форм сонечок (рис. 3).

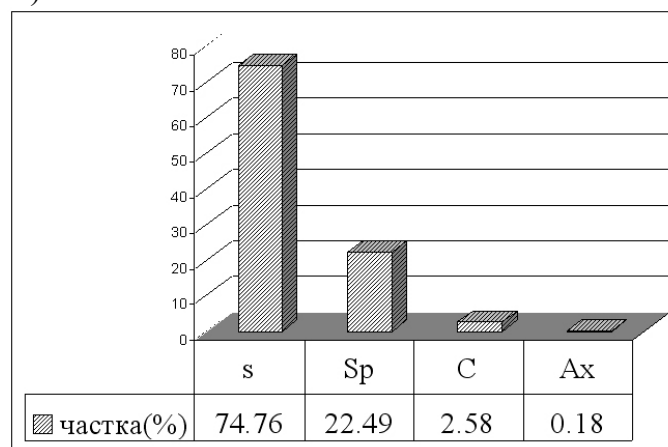


Рис. 3. Співвідношення частки різних форм сонечка-арлекіна в популяціях Києва за трирічний період 2009, 2010, квітень-травень 2011 (підписи див. рис.2).

Так, найбільшу частку у всіх поселеннях становить світла форма - *succinea* (73-80%), *spectabilis* (19-24%), рідше зустрічаються - *conspicua* (1,9-2,6%), *axyridis* - 0,3% (тільки в 2009). Частка темних форм в окремих поселеннях досягала у *spectabilis* до 42% (поблизу села Новосілки, 2009), *conspicua* – до 7,7% (Голосієво, Київ, 2009).

У часовому аспекті спостерігається тенденція до зниження чисельності *H. axyridis*. На модельних територіях Києва, де спостерігалися масові поява цих жуків, в 2010 р. чисельність знизилася в сотні разів. Жуки не були знайдені, незважаючи на те, що свида була вся вкрита попелицями (Київ - іподром, Куренівка та ін.) Натомість, у 2010 р. були знайдені нові поселення сонечка-арлекіна поза населеними пунктами, на островах Дніпра, де були зафіксовані всі стадії розвитку жука. Там вони перебували у великій кількості до пізньої осені (між Києвом та Вишгородом, 2010 р.). Тим не менш, навесні 2011 р. у невеликій кількості жуки знову були виявлені на території Києва, що можливо показує, що цей вид натуралізувався в даному регіоні. Крім того, незважаючи на те, що основним видом рослини на якому виявлено *H. axyridis* є свида (*Swida sanguinea*), особини була також знайдені на клені і каштані, кропиві (центр Києва), а на островах Дніпра – на плакун-траві (*Lythrum salicaria*).

Заключення. Модель ніші для інвазійного виду може бути розроблена, базуючись на реєстраціях, зроблених в межах нативного ареалу, а потім спроектована на території, де вид гіпотетично міг би існувати. Також можна користуватися реєстраціями особин та відповідними кореляціями між ними і параметрами навколишнього середовища на території, яка вже захоплена інвазійним видом. В обох підходах є сенс, бо моделі, які спираються на дані з нативного ареалу, базуються на баченні того, що вид перебуває у стані рівноваги з умовами навколишнього середовища, а тому найповніше описують його реалізовану нішу [4]. За іншого підходу моделі дають шанс врахувати можливі швидкі еволюційні або модифікаційні зрушення, які могли відбутися після інтродукції виду. Стосовно *H. axyridis* можна констатувати, що подібні зрушення поки-що не відбулися. Зараз можна вважати, що цей вид найімовірніше натуралізувався в Києві та його околицях.

Література

1. Brown P. M. J., Adriaens T., Bathon H. et al. *Harmonia axyridis* in Europe: spread and distribution of a non-native coccinellid // *BioControl*. – 2008. – Vol.53. – No.1. – P.5-21.
2. Некрасова О.Д., Титар В.М. Обнаружение божьей коровки арлекина, *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae), в Киеве // *Вестн. зоол.* - 2009. – Т.43. – №6. – С.538.
3. Marko V., Poszgai G. Spread of harlequin ladybird (*Harmonia axyridis* Pallas, 1773) (Coleoptera, Coccinellidae) in Hungary, and the first records from Romania and Ukraine // *Novenyvedelem*. – 2009. – Vol.45. – No.9. – P.490-492.
4. Peterson A.T. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling // *Quarterly Review of Biology*. –2003. – Vol.78. – No.4. – P.419-433.
5. Peterson A.T., Vieglais D.A. Predicting species invasions using ecological niche modeling // *BioScience*.- 2001. – Vol.51. – No.5. – P. 363-371.
6. Блехман А.В. Внутрипопуляционная и географическая изменчивость широкоареального вида *Harmonia axyridis* Pall. по комплексу полиморфных признаков : автореферат дис. ... кандидата биологических наук: 03.00.15 / Блехман Алла Вениаминовна; [Место защиты: Ин-т биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН] Москва, 2009 24 с.
7. Wiens J.J., Graham C.H. Niche conservatism: integrating evolution, ecology and conservation biology// *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. – 2005. – Vol.36. – P. 519-539.

**ПРОБЛЕМИ І ПЕРСПЕКТИВИ АНАТОМО-МОРФОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ
КВІТКИ
(THE ISSUES AND OUTLOOK ON THE ANATOMICAL AND MORPHOLOGICAL
INVESTIGATIONS OF THE FLOWER)**

Новіков А.В.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів,
e-mail: novikoffav@gmail.com

Не зважаючи на значний поступ сучасної ботанічної науки, дослідження анатомії та морфології не втрачають своєї актуальності. Оскільки анатомо-морфологічні дані є не менш важливим джерелом порівняльно-інтерпретаційної інформації, аніж, скажімо, результати генетичного аналізу. В окремих випадках, наприклад при з'ясуванні таксономії проблемних груп, анатомо-морфологічні дані можуть бути єдиним достовірним джерелом інформації взагалі [16]. При цьому особливої уваги заслуговують дослідження будови та організації квітки, як одного з найбільш консервативних органів покритонасінних рослин [3, 5, 17, 19]. Такі дослідження дозволяють виявити сліди еволюційних змін, які можуть не проявлятися у організації інших, менш спеціалізованих органах вищих рослин. Таким чином можна встановити напрям та тенденції філогенетичних змін, які відбувалися у тій чи іншій таксономічній групі, виявити примітивні стани ознак та успішно вирішувати ті чи інші питання класифікації та систематики окремих таксонів.

Основними напрямками, в яких ведуться сучасні дослідження структури квітки є: 1) вивчення загальної морфології; 2) вивчення структури спеціалізованих частин квітки (нектарників, стамінодіїв тощо); 3) мікроморфологічні дослідження (зокрема епідерми та провідникової тканини); 4) вивчення структури гінецея; 5) вивчення загальної анатомічної організації та топографії тканин у квітці; 6) васкулярно анатомічні дослідження. Окремо можна також розглядати ембріологічні, цитологічні та деякі інші дослідження. Кожен з перелічених напрямків дає унікальні знання про організацію квітки і дозволяє вирішувати конкретні поставлені задачі, реалізується через ряд специфічних методик та відзначається різним ступенем прецизійності. Кожен з напрямків може бути реалізований на кількох рівнях: 1) рівні описового дослідження окремих таксонів; 2) рівні популяційних досліджень; 3) в екологічному та морфофункціональному контексті; 4) рівні онтогенетичних досліджень; 5) філогенетичному та еволюційному рівні.

За характером даних, якими оперують вчені, структурні дослідження в цілому можна поділити на: 1) описові (базуються на якісних і, інколи, частково на кількісних та метричних даних) та 2) обрахункові (морфометричні в широкому розумінні [1]). Обрахункові дослідження у свою чергу поділяються за характером параметрів на: а) власне метричні (оперують некатегоричними результатами безпосередніх замірів, такими як довжина, ширина тощо); б) меристичні (оперують даними кількісних обчислень або ж результатами категоричного розподілу за станами ознак, наприклад кількість плодолистків, тип опушення тощо); в) індексні (оперують результатами очислення відношення кількох параметрів, наприклад продиховий індекс).

Одним з найбільш результативних та найбільш складних за методикою є напрям васкулярної анатомії, який був розроблений і впроваджений М. Ван Тігемом [23] і в середині ХХ століття набув надзвичайної популярності, оскільки давав неосяжне поле для дискусії та побудови наукових концепцій. Дещо пізніше від васкулярної анатомії відгалужився окремий напрям досліджень структури провідної системи вузла, який

вперше чітко окреслив Е. Сіннот [21], назвавши його нодальною анатомією. Спочатку нодальна анатомія стосувалася вивчення структури будь-яких вузлів пагона, але на сьогоднішній день обмежилась дослідженнями так званого «континуума стебло-вузол-листок» типових асиміляційних листків – профілів [6, 13]. Оскільки структура провідної системи вузла брактей та брактеоль зазвичай залишається примітивною.

Саме дослідження васкулярної анатомії квітки мають особливе значення, оскільки дозволяють встановити межі окремих частин квітки, які зрослися або ж виявити сліди тих, які редукувалися. У випадку зростання окремих структур, провідні пучки залишаються розташованими так, що виразно можна розмежувати ці структури. А в ділянках редукованих частин квітки інколи спостерігаються залишкові провідні пучки. В цьому полягає концепція консерватизму провідної системи М. Моуслі [17]. Однак, ця концепція не може бути беззастережно застосована для всіх покритонасінних, оскільки, як зауважив С. Карлквіст [9], структура провідної системи часто має функціональну і адаптивну обумовленість, а не відображає риси попередньої організації. Тому результати васкулярної анатомії завжди слід розглядати в контексті загальних анатомо-морфологічних досліджень та з врахуванням сучасних філогенетичних даних.

Не менш складними та цікавими є дослідження структури гінецея. З огляду на структурний підхід [18], нижня зав'язь у покритонасінних може бути сформована трьома основними шляхами: 1) шляхом розростання квітколожа, яке обростає ззовні плодолистки; 2) шляхом приростання апендикулярних органів квітки (тичинок, пелюсток та чашолистків) до плодолистків; 3) частково внаслідок розростання квітколожа, а частково – внаслідок приростання апендикулярних органів. У першому випадку говорять про рецептакулярну, у другому – про апендикулярну, а у третьому – про комбіновану природу нижньої зав'язі [11, 14].

В окремих випадках з'ясувати природу нижньої зав'язі можливо в результаті вивчення структури провідної системи квітки. Так, якщо у стінці зав'язі спостерігається петля з низхідних рекурентних провідних пучків, сформована внаслідок вигинання квітколожа, тоді можна стверджувати рецептакулярне походження епігенії. Якщо ж такої петлі не спостерігається, тоді не можна достовірно говорити про природу епігенії, не провівши онтогенетичних досліджень. Адже рекурентні пучки могли редукуватися або ж не сформуватися взагалі. Тоді лише дослідження ранніх етапів онтогенезу квітки на стадіях формування примордіїв, коли апікальна меристема ще не диференційована, інколи дозволяють встановити природу нижньої зав'язі [22].

Проте, приростання як квітколожа, так і апендикулярних органів квітки до плодолистків безпосередньо в онтогенезі спостерігається також не завжди, а може бути встановлене внаслідок візуального розмежування окремих членів квітки. Часто у зрослоплодолистковому гінецеї неможливо побачити жодних швів по місцю зростання окремих плодолистків, проте добре помітно, що цей гінецей все ж таки складений з кількох плодолистків, які закладаються вже зрослими. В такому випадку говорять про конгенітальне зростання, яке відбулося внаслідок еволюції даної квітки. Якщо ж злиття частин квітки відбувається на ранніх етапах онтогенезу, тоді говорять про постгенітальне зростання [15].

Підійшовши до питання про структуру зав'язі, слід зауважити, що найбільший інтерес для вивчення представляє саме зрослоплодолистковий гінецей, оскільки має найбільш складну і різноманітну організацію. В той час як вільноплодолистковий (апокарпний) гінецей в більшості випадків має типову організацію. Найбільш широко відома класифікація зрослоплодолисткових гінецеїв, запропонована А.Л. Тахтаджяном [4]. Він виокремив наступні два типи гінецея: 1) апокарпний (плодолистки вільні) та 2) ценокарпний (плодолистки зрослі). В межах ценокарпного гінецея він розрізняв: а)

синкарпний (гнізда зав'язі ізольовані); б) паракарпний (гнізда злиті у спільне, плацентація паріетальна) та в) лізікарпний (гнізда злиті у спільне, плаценти розташовані на центральній колонці). Проте структура гінецея може відрізнятися на різних його рівнях, так само як і тип плацентації. Тому надзвичайно цікавим є вчення про вертикальну зональність синкарпного (у широкому розумінні) гінецея, яке розвинули видатні австрійські вчені Г. Баум та В. Ляйнфельнер [7, 15]. Зокрема, В. Ляйнфельнер [15] виділив три основні типи гінецея: 1) апокарпний; 2) синкарпний та 3) гемісинкарпний (напівзрослоплодолистковий). У вертикальному профілі синкарпного гінецея він запропонував розрізняти кілька основних структурних зон: 1) синасцидіатну; 2) симплікатну; 3) гемісимплікатну та 4) асимплікатну. У вертикальному профілі гемісинкарпного гінецея він виділивещо інші зони: 1) гемісинасцидіатну; 2) гемісимплікатну та 3) асимплікатну. Співвідношення цих зон та присутність або відсутність окремих з них визначають унікальний морфотип гінецея, що дозволяє проводити порівняльно-морфологічний аналіз та виявляти філогенетичні взаємозв'язки між таксонами. Попри надзвичайну цінність результатів вивчення вертикальної зональності гінецея, ці дослідження не набули широкого застосування з огляду на загальну методичну складність методу, який вимагає безпрецедентної прецизійності при виготовленні постійних гістологічних препаратів.

В контексті вивчення структури гінецея, особливо цікавим є дослідження гемісинкарпного його типу. Оскільки він характеризується неповним зростанням перегородок зав'язі, що зазвичай відбувається внаслідок закладання порожнин септальних нектарників. Септальні нектарники є унікальною ознакою більшості однодольних рослин [10, 12, 20]. Структура та розміщення нектарників у перегородках зав'язі відрізняється для різних таксонів, проте прийнято виокремлювати кілька основних їх типів. За характером розміщення розрізняють інтролокулярні (власне септальні, розташовані у перегородках зав'язі) та інфралокулярні (розташовані частково або повністю нижче гнізд зав'язі) нектарники [12]. За загальними обрисами на поперечному перерізі розрізняють: 1) лінійний (з кількома ізольованими порожнинами нектарника з більш-менш рівними стінками); 2) лабіринтний ізольований (з кількома ізольованими порожнинами зі звивистими стінками); 3) лабіринтний об'єднаний (з єдиною кількпроменевою порожниною зі звивистими стінками); 4) нелабіринтний об'єднаний (з єдиною кількпроменевою порожниною в центрі зав'язі з більш-менш рівними стінками); 5) лабіринтний об'єднаний сильнозвивистий тип септальних нектарників [20]. За положенням в зав'язі та розміщенням нектароносних тканин Е. Дауманн [10] виокремив 22 основні типи нектарників для однодольних рослин. За характером розміщення вивідних каналів розрізняють: 1) апікально-дистальні; 2) апікальні та 3) апікально-проксимальні септальні нектарники [8].

Вивчення морфології квітки, як вже зазначалося, не обмежується дослідженнями гінецея, хоча вони і виглядають найбільш перспективними та вагомими. Неабиякий інтерес представляють дослідження структури та формування андроцею, наявності спеціалізованих нектароносних утворів, особливостей організації оцвітини, питання філогенезу та характеру плацентації, пристосування до запилювачів та особливості цвітіння. Структурні дослідження квітки покритонасінних рослин відкривають надзвичайно багатий і практично невичерпний потенціал перед сучасним дослідником, який володіє не лише методами статистичного аналізу, але й новітніми даними філогенетичної систематики. Підсумовуючи все вище сказане, ми хотіли би підкреслити особливу актуальність анатоμο-морфологічних досліджень квітки однодольних, оскільки саме у цій групі рослин представлено найбільше різноманіття організації квітки, в той час як систематика окремих таксонів все ще залишає ряд запитань. Найбільш перспективними виглядають дослідження структури зав'язі та васкулярної системи цих рослин.

Література

1. Злобін Ю.А., Скляр В.Г., Бондарєва Л.М., Кирильчук К.С. Концепція морфометрії у сучасній ботаніці // Чорноморський бот. журн. – 2009. – Т. 5, № 1. – С. 5-22.
2. Первухина Н.В. Проблемы морфологии и биологии цветка. – Л.: Наука, 1970. – 168 с.
3. Первухина Н.В. Околоцветник покрытосеменных. – Л.: Наука, 1979. – 111 с.
4. Тахтаджян А.Л. Цветок // Жизнь растений. Цветковые растения. Т.5, Ч. 1 / под ред. А.Л. Тахтаджяна. – М.: Просвещение, 1982. – С. 26-38.
5. Эсау К. Анатомия растений. – М.: Мир, 1969. – 564 с.
6. Bailey I.W. Nodal anatomy in retrospect // J. Arnold. Arb. – 1956. – 37. – P. 269-287.
7. Baum H. Über die postgenitale Verwachsung in Karpellen // Österr. Bot. Z. – 1948. – Bd. 95. – P. 86–94.
8. Böhme S. Bromeliensstudien: III. Vergleichende Untersuchungen zu Bau, Lage, und systematischer Verwertbarkeit der Septalnectarien von Bromeliaceen // Tropische und subtropische Pflanzenwelt. – 1988. – Bd. 62. – P. 1-154.
9. Carlquist S. Toward acceptable evolutionary interpretations of floral anatomy // Phytomorphology. – 1969. – Vol. 19. – P. 332-362.
10. Daumann E. Das Blütennektarium der Monocotyledonen unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung // Feddes Repert. – 1970. – Bd. 80. – P. 463-590.
11. Eames A.J. The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism // Amer. J. Bot. – 1931. – Vol. 18, No. 2. – P. 147-188.
12. Heel W.A. van. On the development of some gynoecia with septal nectaries // Blumea. – 1988. – Vol. 33. – P. 477-504.
13. Howard R.A. The stem-node-leaf continuum of the Dicotyledoneae // Anatomy of the Dicotyledons. I. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject / Metcalfe C.R., Chalk L. – Oxford: Clarendon Press, 1979. – P. 76-87.
14. Kaplan D.R. Floral morphology, organogenesis and interpretation of the inferior ovary in *Downingia bacigalupii* // Amer. J. Bot. – 1967. – Vol. 54, No. 10. – P. 1275-1289.
15. Leinfellner W. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums // Österr. Bot. Z. – 1950. – Bd. 97. – P. 403–436.
16. Mitka J. The genus *Aconitum* L. (Ranunculaceae) in Poland and adjacent countries: A phenetic-geographic study. – Cracow: Inst. of Botany of the Jagellonian Un-ty, 2003. – 204 p.
17. Moseley M.F. The value of the vascular system in the study of the flower // Phytomorphology. – 1967. – 17. – P. 159-164.
18. Puri V. Floral anatomy and inferior ovary // Phytomorphology. – 1952. – Vol. 2. – P. 122-129.
19. Schmid R. Floral bundle fusion and vascular conservatism // Taxon. – 1972. – Vol. 21, No. 4. – P. 429-446.
20. Schmid R. Functional interpretations of the morphology and anatomy of septal nectaries // Acta Bot. Neerl. – 1985. – Vol. 34. – P. 125-128.
21. Sinnot E. W. Investigation on the phylogeny of the angiosperms. I. The anatomy of the node as an aid in the classification of angiosperms // Amer. J. Bot. – 1914. – Vol. 1. – P. 303-321.
22. Soltis D.E., Hufford L. Ovary position diversity in Saxifragaceae: clarifying the homology of epigyny // Int. J. Plant Sci. – 2002. – Vol. 163. – P. 277-293.
23. Tieghem P. van. Traité de botanique / 2-e ed. – Paris: Librairie F. Savy, 1891. – 1031 p.

**МОНІТОРИНГ СТАНУ ПОПУЛЯЦІЙ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОСЛИН
МОНОЦЕНТРИЧНОГО ТА НЕЯВНОПОЛІЦЕНТРИЧНОГО ТИПІВ БІОМОРФ
НА ПОДІЛЛІ НА ПРИКЛАДІ МОДЕЛЬНИХ ВИДІВ *CORONILLA CORONATA*
L. І *HIPPOCREPIS COMOSA* L. (FABACEAE)
MONITORING OF THE POPULATIONS STATE OF SUCH RARE SPECIES OF
PLANTS AS *CORONILLA CORONATA* L. AND *HIPPOCREPIS COMOSA* L.
(FABACEAE)**

Паньків Н.Є.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: pankiv.natalia@gmail.com

Вивчення динамічних тенденцій фітобіоти будь-якого рангу можливе лише за здійснення комплексного фітомоніторингу, тобто системи заходів, спрямованих на вивчення і дослідження змін, які відбуваються на всіх рівнях її структурно-функціональної організації. Для існування популяцій першочергове значення мають такі показники, як чисельність і щільність особин виду, що визначають його позицію в угрупованні; площа популяції; її вікова та структурно-функціональна організація; параметри репродуктивних процесів і морфологічна мінливість особин виду.

Загалом, моніторинг популяцій рідкісних і зникаючих видів необхідно здійснювати з мінімальним вилученням особин видів з природних оселищ, важливим є вибір ключових параметрів за якими можна було б оцінити стан популяцій таких видів. Це необхідно враховувати і під час вивчення онтогенезу рідкісних видів. Не для всіх видів є необхідним дослідження усіх вікових станів. Іноді достатньо візуально встановити особини якого вікового періоду (зазвичай прегенеративного або генеративного) є індикаторами стану популяцій виду і після цього відібрати матеріал для досліджень, корегуючи його кількість.

Вивчаючи вікову структуру популяцій рідкісних видів, доцільно здійснювати обрахунок тільки встановленої для конкретного виду критичної вікової групи з певною періодичністю. Також для моніторингу популяцій можна використати не вікову структуру, а її інтегральні параметри (індекс відновлення, щільність, віковість і т.д.). Безумовно важливими індикаторами для моніторингу популяцій видів є параметри їх репродуктивних процесів. Але під час таких досліджень, доцільно особливо ошадливо відбирати матеріал, оскільки вилучення великої кількості насіння може спричинити незворотні негативні зміни у структурі популяцій рідкісних видів.

У цій роботі узагальнено результати багаторічних досліджень популяцій модельних видів: моноцентричних біоморф на прикладі *Coronilla coronata* L.; неявнополіцентричних біоморф на прикладі *Hippocrepis comosa* L. (Fabaceae) в умовах Поділля. Обґрунтовано вибір ключових (інтегральних і диференційних) параметрів структурно-функціональної організації популяцій видів.

Для моноцентричного типу біоморф характерним є те, що корені, пагони й бруньки відновлення зосереджені в єдиному центрі розростання, тобто доросла особина є елементарним джерелом впливу на середовище. До цього типу біоморф належать, переважно, вегетативно нерухомі біоморфи: стриженевокореневі, цибулинні та ін.

За результатами вивчення онтогенезу моноцентричного каудексного гемікриптофіта – *Coronilla coronata* (Fabaceae), виявлено IV періоди й 11 вікових станів. *C. coronata* – трав'яна, багаторічна, стриженекоренева рослина, 30-60 см заввишки з моноподіальним способом наростання пагонів і ортотропним їх ростом. Розмножується насінням. Установлено поліваріантність онтогенезу особин *C. coronata*, зокрема, нормальний і сповільнений розвиток, здатність до переходу у квазісенільний стан, що є морфологічною імітацією сенільності, реверсії в прегенеративні вікові стани.

Загалом, в онтогенезі особини проходять повний ряд послідовних вікових станів від (sm) до (s) [2].

Для вікової структури популяцій *C. coronata* характерний повночленний віковий склад. Вікові спектри на Поділлі (Львівська обл., Золочівський р-н, г. Свята, Висока, Лиса; Тернопільська обл., Бережанський р-н, г. Голиця) є, переважно, лівосторонніми. У вікових спектрах найменше виявлено генеративних особин виду, тому збільшення кількості постгенеративних особин і зменшення генеративних у віковому складі, свідчатиме про погіршення умов росту. Отже, кількість генеративних особин, доцільно використовувати для моніторингу популяцій рідкісних видів моноцентричного типу біоморф. Для популяцій *C. coronata* характерне випадкове (дифузне) розміщення особин на площі ценозу. Загалом, досліджені популяції виду є нормальними, повночленними [3].

У результаті біоморфологічної характеристики особин *C. coronata* встановлено, що за погіршення умов росту (створення лісових культур, зімкненість світлової повноти деревостану понад 0,5, заростання схилів чагарниками) для особин виду характерне: зменшення кількості пагонів і листків; збільшення висоти пагонів і площі часток складних листків [4].

Важливими індикаторами для моніторингу популяцій видів є параметри їх репродуктивних процесів. За результатами досліджень насінневої продуктивності особин *C. coronata* встановлено, що параметри потенційних елементів насінневого розмноження (кількість квіток і насінневих зачатків) стабільніші, ніж фактичних (кількість утвореного насіння). Оскільки реальна насіннева продуктивність перебуває в безпосередній залежності від погодних умов та активності консортів-запилювачів. Відсоток обнасення є достатньо високим і стабільним (від 69,1% до 88,1%), однак, збільшення зімкненості намету деревостану й чагарників призводить до зниження загальних параметрів насіннетвірного процесу [1].

За результатами дослідження репродуктивного зусилля особин *C. coronata* (частини від загальних ресурсів, яку організм спрямовує на процеси репродукції) встановлена тенденція до зменшення репродуктивне зусилля у градієнті умов від відкритих ділянок (угруповання лучних степів *Cariceta humilis*) у зімкнені (остепенні соснові рідколісся – деривати *Carici humilis-Pinetum* Klika, 1949).

Для моніторингу популяцій видів моноцентричного типу біоморф, на прикладі моноцентричного каудексного гемікриптофіта – *C. coronata*, обрано такі параметри їх структурно-функціональної організації: морфометричні параметри особин виду – за погіршення умов росту (створення лісових культур, зімкненість світлової повноти деревостану більше 0,5, заростання схилів чагарниками) для особин виду характерне: зменшення кількості пагонів і кількості листків; збільшення середньої висоти пагонів і площі часток складних листків; зміни в проходженні онтогенезу особин виду (наявність квазісенільних особин); зміни у віковій структурі популяцій виду – для *C. coronata* характерний повночленний віковий склад, вікові спектри на Поділлі є переважно лівосторонніми, тому збільшення кількості постгенеративних особин у віковому складі, свідчатиме про погіршення умов росту; параметри насінневої продуктивності. Відсоток обнасення є достатньо високим і стабільним (від 69,1% до 88,1%), однак, збільшення зімкненості намету деревостану й чагарників призводить до значного зниження загальних параметрів насіннетвірного процесу; репродуктивного зусилля особин виду. Установлена тенденція до його зменшення у градієнті умов від відкритих ділянок (угруповання лучних степів *Cariceta humilis*) у зімкнені (остепенні соснові рідколісся – деривати *Carici humilis-Pinetum*).

Для неявнополіцентричного типу біоморф характерною є наявність кількох слабо виражених центрів зосередження коренів, пагонів і бруньок відновлення. До цього типу належать вегетативно рухомі види (короткокореневищні трави та ін.).

Для дослідження вегетативно рухомих рослин, необхідно визначити, що приймається за особину певного вікового стану: клон, парціальний кущ, парціальний пагін. Для виділення вікових станів необхідно порівняти особини виду на різних етапах онтогенезу й виокремити морфологічні ознаки, характерні для них. Вивчаючи онтогенез таких видів необхідно розділити його на два підцикли: аклональний і клональний.

Hippocrepis comosa L. (Fabaceae) (неявнополіцентричний хамефіт) за життєвою формою – партикуляційний стрижневокореневий багаторічник з повною або частковою неспеціалізованою дезінтеграцією. Партикуляція відбувається найчастіше у середньовікових генеративних рослин унаслідок вкорінення парціальних пагонів з наступним відмиранням первинної генети. Розмножується насіннєвим і вегетативним способами. В онтогенезі *H. comosa* виявлено IV періоди (латентний, прегенеративний, генеративний і постгенеративний та два етапи – аклональний і клональний) і 11 вікових станів (індивідуумів статевого походження) і 2 вікові стани кондивідуумів (зрілі і старіючі клони) [5]. Загалом, поліваріантність онтоморфогенезу *H. comosa* у регіоні залежить від проходження великого життєвого циклу у конкретних угрупованнях, а також від різноманітності форм вегетативного розмноження, співвідношення між вегетативним і насіннєвим поновленням популяцій і тривалості вікових станів окремих особин.

Здатність до генеративного або вегетативного розмноження виду змінюється залежно від еколого-ценотичних умов росту та режиму використання фітосистем і може бути від “дуже слабкої” до “дуже доброї”. У разі збільшення проєктивного покриття травостою спостерігаємо комбінований (вегетативний і насіннєвий) і насіннєвий способи самопідтримання. Залежно від умов росту, змінюється співвідношення генеративних і вегетативних пагонів особин виду (для *H. comosa* середня кількість вегетативних – від 13,1 на ос. до 20,9 на ос.; генеративних – від 11,3 на ос. до 34,3 на ос.), а також морфометричні параметри (коливання довжини пагонів (5-50 см), рівня їх здерев'яніння при основі, та розміру часток складного листка (довжина – 6-12 мм, ширина – 2-6 мм). На щільності особин (кількість особин на м²) істотно впливає спосіб самопідтримання, режим охорони та господарське використання фітосистем. Для популяцій *H. comosa* виявлено щільність від 9,5 - 13,3 ос./м² – до 25,5 ос./м² [6].

Важливою складовою популяційного моніторингу раритетних видів, є визначення параметрів насінневої продуктивності, оскільки, вони відображають ступінь адаптованості й стратегію популяції у конкретних умовах існування та їхню стійкість до дії зовнішніх чинників і стабільність. Потенційні елементи (кількість суцвіть, квіток і насіннєвих зачатків) насінневого розмноження стабільніші, ніж фактичні (кількість насіння). Найбільше варіювання виявлено за ознакою – кількість насіння. Відсоток обнасення (ВО) у популяціях *H. comosa* є досить високим від 60,45% до 91,11%. У разі погіршення умов росту цей показник зменшиться. Репродуктивне зусилля особин виду відображає його репродуктивну стратегію, наприклад, фітомаса пагонів *H. comosa* змінюється від 0,12 до 0,52 г. Простежується залежність репродуктивного зусилля від способу самопідтримання та режиму охорони і стану фітосистем.

За результатами аналізу вікової структури популяцій *H. comosa* відзначено найбільшу кількість середньовікових рослин, що зумовлено комбінованим способом самопідтримання (вегетативним і насіннєвим), тому зміни вікових спектрів на

правосторонні, будуть свідчити про погіршення умов росту. Досліджені популяції *H. comosa* є нормальними, повночленними.

Для моніторингу популяцій видів неявнополіцентричного типу біоморф, на прикладі неявнополіцентричного хамефіта – *H. comosa* обрано такі параметри їх структурно-функціональної організації: різноманітність типів онтогенезу і способів самопідтримання ценопопуляцій *H. comosa* (насінневий, вегетативний та комбінований). Здатність до генеративного чи вегетативного розмноження виду змінюється залежно від еколого-ценотичних умов росту та режиму використання фітосистем і може бути від “дуже слабкої” до “дуже доброї”. У разі збільшення проективного покриття травостою спостерігаємо комбінований (вегетативний і насінневий) і насінневий способи самопідтримання; співвідношенням генеративних і вегетативних пагонів особин виду (середня кількість вегетативних – від 13,1 на ос. до 20,9 на ос.; генеративних – від 11,3 на ос. до 34,3 на ос.); щільність особин виду від 9,5 - 13,3 ос./м² – до 25,5 ос./м², (особливо щільність генеративних особин яка впливає на насінневу продуктивність особин); відсоток обнасення (ВО) у всіх ценопопуляціях є досить високим від 60,45% до 91,11%. У разі погіршення умов росту цей показник зменшиться; досліджені ценопопуляції виду є нормальними, повночленними, у віковій структурі ценопопуляцій *H. comosa* відзначено найбільшу кількість середньовікових рослин, тому зміни вікових спектрів на правосторонні, будуть свідчити про погіршення умов росту; морфометричні відмінності особин виду в різних угрупованнях, зокрема: коливання довжини пагонів (5-50 см), рівня їх здерев'яніння при основі, та розміру листочків (довжина – 6-12 мм, ширина – 2-6 мм).

Загалом, на індивідуальному рівні це може бути – онтогенез особин, поліваріантність онтогенезу і способів самопідтримання та параметри насінневого поновлення, а на рівні популяцій – вікова структура, та репродуктивна здатність популяцій; показники динамічних процесів у популяціях виду в умовах різного стану фітосистем.

Література

1. Кагало О.О., Паньків Н.Є. Насіннева продуктивність *Coronilla coronata* L. (*Fabaceae*) у популяціях на північно-західному Поділлі (Україна) / Вісник Львівського ун-ту. Серія біологічна. – 2005. – Вип. 39. – С. 71-82.
2. Паньків Н.Є. Онтогенез вязеля увенчанного (*Coronilla coronata* L.) / Онтогенетический атлас растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. – Т. 5. – С. 115-120.
3. Паньків Н.Є. Значення параметрів популяцій *Coronilla coronata* L. (*Fabaceae*) для прогностичної оцінки динамічних тенденцій пратостепофітону на Поділлі / Вісник Одеського нац. у-ту. Том 13, вип. 16. Біологія. – 2008. – С. 22-28.
4. Паньків Н.Є. Внутрішньо- та міжпопуляційна морфологічна мінливість *Coronilla coronata* L. (*Fabaceae*) в умовах північно-західного Поділля / Наукові записки Державного природознавчого музею. – Львів, 2009. – Вип. 25. С. 77-84.
5. Паньків Н.Є. Онтогенез *Hippocrepis comosa* L. (*Fabaceae*) в ценопопуляціях на заході України / Наукові основи збереження біотичної різноманітності: Матеріали дев'ятої наукової конференції молодих учених – Львів, 2009 а. – С. 77-79.
6. Паньків Н.Є. Аутфітосозологічна оцінка та стратегія *Hippocrepis comosa* L. (*Fabaceae*) в умовах різного стану фітосистем на Поділлі Інтродукція рослин, збереження та збагачення біорізноманіття в ботанічних садах і дендропарках / Матеріали міжн. наук. конф. присвяченої 75-р. заснування Національного ботанічного саду ім. М.М.Гришка НАН України, Київ: Фітосоціоцентр, 2010. – С. 260-262.

**ПРОСТОРОВИЙ ТА ЧАСОВИЙ АСПЕКТИ МІНЛИВОСТІ
МОРФОЛОГІЧНОГО РІЗНОМАНІТТЯ В ПОПУЛЯЦІЇ ГУРТОВОЇ НОРИЦІ НА
ПІВДНІ УКРАЇНИ
(SPATIAL AND TEMPORAL VARIABILITY OF THE MORPHOLOGICAL
DIVERSITY AT SOCIAL VOLE POPULATION ON THE SOUTHERN PART OF
UKRAINE)**

Песков В.М., Синявська І.О.

Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАНУ, м. Київ,
e-mail: peskov_53@mail.ru; synyavska@ua.fm

Дослідження морфологічного різноманіття в природних популяціях різних видів останнім часом виділяють в окремий науковий напрямок в межах загальної проблематики по вивченню біологічного різноманіття. Узагальнення результатів дослідження морфологічного різноманіття в природних популяціях тварин [1, 2], свідчать про те, що зазначений напрямок популяційної біології перебуває на початковому етапі свого розвитку [3]. Між тим вивчення динаміки морфологічного (фенотипного) різноманіття в природних популяціях важливо для розуміння екологічних аспектів функціонування популяції у складі певної екосистеми. Так, наприклад, відомо, що підвищення фенотипного різноманіття забезпечується здатністю різних фенотипів використовувати різні екоресурси [4]. Завдяки цьому, відбувається розширення діапазону ресурсів, які використовує популяція і, в той же час, послаблюється внутрішньовидова конкуренція за рахунок зменшення перекриття еконіш різних фенотипів. Все це призводить до більш ефективного використання екологічних ресурсів і, як наслідок, до зростання сумарної продуктивності популяції [4–7]. Відомо також, що фенотипне різноманіття популяції нориць змінюється залежно від фази популяційного циклу, кліматичних умов, забезпеченості ресурсами, репродуктивного стану популяції [1, 8–12].

Гуртова нориця (*Microtus socialis* Pallas) належить до фонових видів гризунів степової зони півдня України, які населяють ділянки степу та агроценози [13]. Динаміка чисельності популяції, її просторова структура, а також певні аспекти морфологічної мінливості цього виду на півдні України досліджені достатньо повно [14–17], в той час як, просторові та часові аспекти динаміки морфологічного різноманіття не вивчались взагалі.

Основу роботи складають матеріали, зібрані співробітниками відділу популяційної екології Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України під час багаторічного моніторингу популяції *M. socialis*, яка населяє територію заповідника «Асканія-Нова» та прилеглі агроценози Чаплинського району Херсонської області. Проаналізовано осінні (жовтень) вибірки, зібрані в цілинному степу заповідника «Асканія-Нова» у 1973 р. (пік чисельності), 1976 р. (депресія чисельності), а також в 1977 р. (висока чисельність) і в агроценозі (озима пшениця), що певною мірою нівелює вплив сезону на реалізацію морфологічного різноманіття у нориць. В роботі використані стандартні проміри тіла (L, Ca, Pl, Au), маса тіла й основних інтер'єрних ознак (селезінка, нирки, наднирники, кишківник, печінка, тимус, сім'яники, легені, серце) гуртової нориці.

Виходячи з того, що морфологічне різноманіття тварин на популяційному рівні проявляється, перш за все, у вигляді індивідуальної мінливості розмірів та пропорцій тіла особин, нами досліджувалось різноманіття гуртової нориці за узагальненими розмірами (розмірами всіх ознак, що аналізуються в роботі) та пропорціями

(співрозмірністю цих ознак у кожній окремій особині) тіла. Зрозуміло, що для отримання обох цих інтегральних характеристик необхідно привести всі ознаки до однієї розмірності й однакового масштабу. Для цього слід позбутись від різнорозмірності та різномасштабності ознак, тому індивідуальні їх значення відносили до середніх для вибірки. Нормовані значення ознак використовували для оцінки узагальнених розмірів тіла. Для переходу до пропорцій нормовані значення різних ознак кожної особини відносили до їх середнього значення у даної особини. Відмінність особин за розмірами та пропорціями тіла оцінювали за нормованими значеннями 15 ознак для самок і 17 – для самців з використанням дистанції Евкліда (DE). Для кожної з вибірок розраховували матрицю DE, середнє арифметичне значення DE та стандартну похибку середнього арифметичного (S_{DE}). Порівняльний аналіз проводили з використанням t-критерію Ст'юдента. Всі розрахунки здійснювали з використанням статистичного пакету Statistica для Windows, версія 6.0.

Співвідношення вікових груп, а також результати дослідження морфологічного різноманіття особин гуртової нориці в досліджених вибірках самців та самок наведені в таблицях 1 і 2.

Таблиця 1. Співвідношення особин різного віку (в %) в вибірках самців і самок гуртової нориці

Місяць, рік	Біотоп	Стать	n	Вікові групи		
				juvenis	subadultus	adultus
X – 1973	Заповідний степ	♂♂	66	54,6	22,7	22,7
— " —	— " —	♀♀	67	17,9	65,7	16,4
X – 1976	— " —	♂♂	30	30,0	70,0	0
— " —	— " —	♀♀	32	18,7	81,3	0
X – 1977	— " —	♂♂	50	86,0	14,0	0
— " —	— " —	♀♀	49	4,1	91,8	4,1
— " —	Агроценоз	♂♂	17	35,3	41,2	23,5
— " —	— " —	♀♀	35	42,9	42,9	14,2

Таблиця 2. Середні значення міжіндивідуальних відмінностей (DE) гуртової нориці за узагальненими розмірами та пропорціями тіла

Місяць, рік	Біотоп	Стать	n	Узагальнені розміри		Пропорції тіла	
				DE	S_{DE}	DE	S_{DE}
X – 1973	Заповідний степ	♂♂	66	1,89	0,020	1,45	0,013
— " —	— " —	♀♀	67	2,00	0,021	1,76	0,022
X – 1976	— " —	♂♂	30	1,81	0,035	1,74	0,029
— " —	— " —	♀♀	32	1,49	0,026	1,43	0,028
X – 1977	— " —	♂♂	50	0,85	0,007	0,81	0,006
— " —	— " —	♀♀	49	1,08	0,009	0,90	0,006
— " —	Агроценоз	♂♂	17	1,34	0,026	1,15	0,029
— " —	— " —	♀♀	35	1,77	0,029	1,30	0,019

Співвідношення вікових груп в популяції гуртової нориці значною мірою змінюється в залежності від фази чисельності, або біотопу (табл. 1). Самці і самки всіх трьох вікових груп у певному співвідношенні представлені в заповідному степу у

жовтні 1973 р. (пік чисельності), а також в агроценозі (1977 р.). При цьому у першому випадку серед самців переважають молоді особини (54,6%), серед самок – напівдорослі (65,7%). В агроценозі співвідношення особин трьох вікових груп приблизно однакове як у самців, так і у самок. У фазі депресії чисельності (1976 р.) серед самців і самок, зловлених в заповідному степу у жовтні, домінують напівдорослі особини при повній відсутності дорослих нориць (табл. 1). Під час виходу популяції з депресії спостерігається різке підвищення чисельності восени 1977 р. при повному домінуванні молодих самців (86,0%) і напівдорослих самок (91,8%). Всі ці зміни у статеві-віковій структурі популяції, безумовно, впливають на реалізацію морфологічного різноманіття гуртової нориці у часі й просторі.

Часовий аспект мінливості морфологічного різноманіття вивчали шляхом порівняння середньоарифметичних значень DE, які відображають середній рівень різноманіття самців і самок за узагальненими розмірами та пропорціями тіла у вибірках, зібраних на різних фазах циклу динаміки чисельності популяції. В результаті цього було встановлено, що самці і самки, зловлені в заповідному степу у фазі піка чисельності (жовтень 1973 р.), більш різноманітні за розмірами і пропорціями тіла у порівнянні з такими ж фази депресії чисельності (жовтень 1976 р.), виходу популяції з депресії (жовтень 1977 р.) і агроценозу (жовтень 1977 р.). Різниця в усіх цих випадках статистично високо достовірна ($P < 0,001$). Виключенням з цієї загальної картини є той факт, що самці у фазі депресії чисельності (1976 р.) достовірно ($t = 9,13$; $P < 0,001$) різноманітніші за пропорціями тіла у порівнянні з самцями піка чисельності (1973 р.). На наш погляд, це обумовлено тим, що в жовтні 1976 р. молоді (30,0%) і, особливо, напівдорослі самці (70,0%) при низькій щільності популяції та за відсутністю дорослих самців набувають більшого різноманіття за пропорційністю розвитку різних органів і частин тіла.

Досить високий рівень морфологічного різноманіття за обома показниками відмічено у нориць фази депресії чисельності. За пропорціями тіла самці і самки, а за узагальненими розмірами лише самки жовтня 1976 р. більш різноманітні у порівнянні з норицями з агроценозу ($P < 0,001$). За розмірами, навпаки, самці з агроценозу достовірно різноманітніші за самців жовтня 1976 р. ($t = 7,2$; $P < 0,001$). Найменший рівень морфологічного різноманіття відмічено у нориць, відловлених у цілинному степу у жовтні 1977 р., що обумовлено особливостями статево-вікової структури популяції в цей час (табл. 1). Таким чином, максимальний рівень морфологічного різноманіття самців і самок гуртової нориці за узагальненими розмірами і пропорціями тіла спостерігається у фазі піка чисельності популяції (1973 рік). За даними багатьох вчених [18], при підвищенні чисельності та щільності популяції зростає кількість агресивних контактів між особинами та посилюється диференціація тварин за розмірами тіла.

Просторовий аспект мінливості морфологічного різноманіття вивчали при порівнянні вибірок гуртової нориці з заповідного степу й агроценозу, взятих у жовтні 1977 р. при співставній щільності цих мікропопуляцій [див. 6]. Виявлено, що різноманіття за узагальненими розмірами тіла достовірно більше у самців ($t = 7,29$; $P < 0,001$) і самок ($t = 22,08$; $P < 0,001$) агроценозу у порівнянні з заповідним степом. Різноманіття за пропорціями тіла також достовірно більше у самців ($t = 7,67$; $P < 0,001$) і самок ($t = 20,38$; $P < 0,001$), які мешкали в агроценозі, ніж на цілині. Зрозуміло, що ці відмінності в морфологічному різноманітті нориць між цілинним степом і агроценозом обумовлені особливостями статево-вікової структури досліджених мікропопуляцій (табл. 1).

Як видно з наведених даних, різноманіття за узагальненими розмірами тіла достовірно більше у порівнянні з різноманіттям за його пропорціями ($t = 4,34$ – $18,84$; $P < 0,001$), і тільки у жовтні 1976 р. така відмінність відсутня як у самців ($t = 1,54$;

$P > 0,05$), так і у самок ($t = 1,57$; $P > 0,05$), що визначається сповільненням і тому більш гармонійним розвитком нориць обох статей у фазі депресії чисельності популяції.

Література

1. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. 2-е изд., испр. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2004. – 232 с.
2. Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. – Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2005. – 640 с.
3. Павлинов И.Я. Морфологическое разнообразие: общие представления и основные характеристики // Зоологические исследования / Под ред. И.Я. Павлинова и М.В. Калякина. Сб. труд. Зоол. муз. МГУ, 2008. – Т. 49. – М.: Изд-во МГУ. – С. 343-388.
4. Пианка Э. Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 400 с.
5. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. – М.: Наука, 1980. – 280 с.
6. Межжерин В.А., Емельянов И.Г., Михалевич О.А. Комплексный подход к изучению популяций мелких млекопитающих. К.: Наук. думка, 1991. – 204 с.
7. Емельянов И.Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. – Киев, 1999. – 168 с.
8. Европейская рыжая полевка / Под ред. Н.В. Башениной. – М.: Наука, 1981. – 351 с.
9. Mihok S., Fuller W. Morphometric variation in *Clethrionomys gapperi*; are all voles created equal? // Can. J. Zool. – 1981. – V. 59. – P. 2275-2283.
10. Lidicker W.Z., Ostfeld R.S. Extralarge body size in California voles: causes and fitness consequences // Oikos. – 1991. – V. 61, N. 1. – P. 108-121.
11. Hansson L. Size dimorphism in microtine populations: Characteristics of growth and selection against large-sized individuals // Journal of Mammalogy. – 1995. – V. 76, N. 3. – P. 867-872
12. Оленев Г.В. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. – 2002, № 5. – С. 341-350.
13. Емельянов И.Г., Загороднюк И.В., Золотухина С.И. Эколого-систематический обзор рецентных хомяковых (Cricetidae, Rodentia) фауны Украины // Хомяковые фауны Украины. – Киев: Ин-т зоол. АН УССР (Препринт № 6), 1987. – С. 3-18.
14. Золотухина С.И. Характер пространственного размещения общественных полевок в биосферном заповеднике «Аскания-Нова» // Вестн. зоологии. – 1988. – № 3. – С. 32-35.
15. Емельянов И.Г., Полищук И.К. Динамика численности общественной полевки в Биосферном заповеднике «Аскания-Нова» // Экология млекопитающих в заповедниках Украины. – Киев, 1990. – С. 3–30. – (Препр. / АН УССР, Ин-т зоол; 90.21).
16. Емельянов И.Г. Изучение относительного роста некоторых внутренних органов общественных полевок популяции целинной степи Аскания-Нова // Вестн. зоологии. – 1976, № 3. – С. 14-19.
17. Емельянов И.Г. Эколого-морфологическая характеристика и особенности динамики численности общественной полевки (*Microtus socialis*) (Mammalia, Cricetidae) в степной зоне Украины // Вестн. зоологии. – 1979, № 4. – С. 55-60.
18. Кряжимский Ф.В., Малафеев Ю.М. Внутрипопуляционная регуляция роста полевок-экономок в естественных условиях // Экология. – 1983, № 5. – С. 69-74.

**УГРУПОВАННЯ КОЛЕМБОЛ ІНТРАЗОНАЛЬНИХ ЦЕНОЗІВ ВОЛИНСЬКОГО
ПОЛІССЯ
(COLLEMBOLA COMMUNITIES OF INTRAZONAL CENOSIS OF THE
VOLYNS'KE POLISSYA)**

Рукавець Є.В.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
e-mail: eugenia.rukavec@mail.ru

Дослідження колембол на території заходу України розпочалися в середині минулого століття. Це, зокрема, праці польського зоолога Я. Стаха [10], українських дослідників І. Капруса [1, 3], Ю. Шрубович [8, 9], Є. Рукавець [4, 5, 7], Ю. Цалана [6] та інших.

У Волинському Поліссі фауна ногохвісток досліджувалася в межах Рівненського природного заповідника та Шацького національного природного парку. Педозоологічний матеріал збирався в таких інтразональних фітоценозах як грабово-вільхові, грабово-березові, болотні, заплавні та суходільні луки.

За результатами вивчення *Collembola* встановлено 41 рід та 75 видів, що складає 16% від загального видового багатства ногохвісток території України (таблиця). Найчисельнішою є родина *Isotomidae* - 28 видів (або 37,3 % від усіх зареєстрованих видів). В родині *Entomobryidae* налічується 12 видів (16%), третьою за видовим розмаїттям є родина *Hypogastruridae* - 11 видів (майже 15%). Загалом вказані родини складають 68, 3% фауністичного списку. В складі наступної родини *Neanuridae* шість видів (8%), решта родин представлені 1-5 видами.

Згідно класифікації регіональних фаун Палеарктики [2], досліджена фауна належить до ізотомоїдно-ентомобріоїдного типу та відповідно до гіпогаструроїдно-неануроїдного підтипу. Цей тип характерний для колемболофауни зони широколистяних лісів Євразії.

Таблиця. Таксономічна структура і ценотичний розподіл фауни колембол в інтразональних ценозах Волинського Полісся

Таксони \ Ареал і ценоз	Ареал	А	Б	В
1	2	3	4	5
<i>Hypogastrura assimilis</i> (Krausbauer, 1898)	П	+	+	+
<i>Hypogastrura manubrialis</i> Tullberg, 1869	К	+	+	+
<i>Hypogastrura socialis</i> (Uzel, 1891)	П	+	-	-
<i>Ceratophysella armata</i> (Nicolet, 1841)	Г	-	+	-
<i>Ceratophysella granulata</i> Stach, 1949	Е	-	+	-
<i>Ceratophysella denticulata</i> (Bagnall, 1941)	К	+	+	+
<i>Ceratophysella mosquensis</i> (Becker, 1905)	П	+	-	-
<i>Ceratophysella succinea</i> Gisin, 1949	Г	+	+	-
<i>Schoettella ununquiculata</i> (Tullberg, 1869)	Г	-	+	+
<i>Xenylla</i> sp.	НА	+	-	-
<i>Willemia anophthalma</i> Börner, 1901	Г	+	+	-
<i>Brachystomella parvula</i> (Schäffer, 1896)	К	-	-	+
<i>Friesea mirabilis</i> (Tullberg, 1871)	Г	+	+	-

Продовження таблиці

1	2	3	4	5
<i>Friesea truncata</i> Cassagnau, 1958	П	+	+	+
<i>Pseudachorutes dubius</i> Krausbauer, 1898	Є	-	-	+
<i>Pseudachorutes parvulus</i> Börner, 1901	Є	+	-	-
<i>Anurida</i> sp.	HA	+	-	-
<i>Neanura muscorum</i> (Templeton, 1835)	К	+	+	-
<i>Micraptorura absoloni</i> (Börner, 1901)	Г	+	+	+
<i>Protaphorura armata</i> (Tullberg, 1869)	К	+	+	+
<i>Protaphorura campata</i> (Gisin, 1952)	П	+	-	+
<i>Protaphorura subarmata</i> (Gisin, 1957)	Є	-	+	-
<i>Deutraphorura variabilis</i> (Gisin, 1954)	ЦЄ	-	-	+
<i>Mesaphorura macrochaeta</i> Rusek, 1976	К	-	-	+
<i>Metaphorura affinis</i> (Börner, 1902)	Є	-	-	+
<i>Anurophorus septentrionalis</i> Palissa, 1966	ПнЄ	+	-	+
<i>Folsomia candida</i> Willem, 1902	К	-	+	-
<i>Folsomia fimetaria</i> (Linnaeus, 1758)	Г	+	+	+
<i>Folsomia fimetarioides</i> (Axelson, 1903)	ПнЄ	+	+	+
<i>Folsomia lawrensei</i> Rusek, 1984	Є	-	-	+
<i>Folsomia manolachei</i> Bagnall, 1939	Г	+	+	+
<i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg, 1871)	Г	+	+	+
<i>Scutisotoma armeriae</i> Fjellberg, 1976	ПнЦЄ	+	-	-
<i>Proisotoma brevidens</i> Stach, 1947	ЦЄ	+	-	-
<i>Proisotoma minima</i> Absolon, 1901	Г	+	-	-
<i>Proisotoma minuta</i> (Tullberg, 1871)	К	-	+	+
<i>Proisotoma</i> sp. 1	HA	+	-	+
<i>Proisotoma</i> sp. 2	HA	+	-	-
<i>Pachyotoma crassicauda</i> (Tullberg, 1871)	Г	+	-	-
<i>Cryptopygus</i> cf. <i>bipunctatus</i> (Axelson, 1903)	Є	+	+	+
<i>Cryptopygus thermophilus</i> (Axelson, 1900)	К	-	+	-
<i>Isotomiella minor</i> (Schäffer, 1895)	К	-	+	-
<i>Pseudisotoma sensibilis</i> (Tullberg, 1876)	П	+	-	-
<i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer, 1896)	К	+	+	+
<i>Desoria hiemalis</i> (Schött, 1893)	Є	+	-	-
<i>Desoria tigrina</i> Nicolet, 1842	К	+	-	+
<i>Desoria trispinata</i> (Mac Gillivray, 1896)	К	+	-	-
<i>Desoria olivacea</i> (Tullberg, 1871)	Г	-	+	-
<i>Desoria violacea</i> (Tullberg, 1876)	ПнЄ	+	-	+
<i>Isotoma anglicana</i> Lubbock, (1873)	П	+	-	+
<i>Isotoma viridis</i> Bourlet, 1895	Г	+	+	+
<i>Isotomurus palustris</i> (Müller, 1776)	К	-	+	-
<i>Isotomurus plumosus</i> Bagnall, 1940	Є	+	-	-
<i>Tomocerus minutus</i> (Tullberg, 1876)	Є-Аз	+	+	-
<i>Tomocerus vulgaris</i> (Tullberg, 1871)	Г	+	+	-
<i>Pogonognathellus flavescens</i> (Tullberg, 1871)	Г	+	+	+
<i>Orchesella bifasciata</i> Nicolet, 1842	Є	+	+	-
<i>Orchesella cincta</i> (Linnaeus, 1758)	Є-	-	+	-
<i>Heteromurus nitidus</i> (Templeton, 1835)	Є	-	+	-
<i>Entomobrya marginata</i> (Tullberg, 1871)	Г	-	+	+

Закінчення таблиці

1	2	3	4	5
<i>Entomobrya muscorum</i> (Nicolet, 1841)	Г	+	-	+
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i> Tullberg, 1871	К	+	+	+
<i>Lepidocyrtus curvicolis</i> (Bourlet, 1839)	Г		+	+
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i> (Gmelin, 1788)	Г	+	+	+
<i>Lepidocyrtus lignorum</i> Fabricius, 1775	Г	+	+	+
<i>Lepidocyrtus ruber</i> Schott, 1902	Є	+	-	+
<i>Lepidocyrtus violaceus</i> (Geoffroy, 1762)	Г	+	-	+
<i>Pseudosinella octopunctata</i> Börner, 1901	К		+	-
<i>Sminthurides malmgreni</i> (Tullberg, 1876)	Г	-	+	-
<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer, 1898)	Г	-	-	+
<i>Sminthurinus aureus</i> (Lubbock, 1862)	П	+	-	+
<i>Sminthurus viridis</i> (Linnaeus, 1758)	К	-	+	+
<i>Caprainea marginata</i> (Schött, 1893)	Є	-	+	+
<i>Lipothrix lubbocki</i> (Tullberg, 1872)	Є	+	-	-
<i>Deuterostminthurus bicinctus</i> (Koch, 1840)	П	-	+	-
Загальна кількість видів	-	49	43	40

Примітка: А – болотні біотопи, Б - лісові біотопи, В – лучні біотопи; К - космополітний вид, П – палеарктичний вид, Г – голарктичний вид, Є –європейський вид, ПнЄ – північноєвропейський вид, ПнЄ – вид, поширений у Північній та Центральній Європі, Є – вид поширений у Центральній Європі, Є-Аз – євразійський вид; НА - нез'ясований ареал виду.

Таксоцен ногохвісток **болотних ценозів** (49 видів) є добре структурований і представлений всіма класами за частотою трапляння. Кількісне ядро фауни включає чотири еудомінанта: *Anurophorus septentrionalis*, *Folsomia quadrioculata*, *Desoria hiemalis* та *Lepidocyrtus cyaneus*. Група домінантів майже повністю сформована видами з родини Isotomidae (*Folsomia manolachei*, *Scutisotoma armeriae*, *Proisotoma brevidens*, *P. minima*, *Desoria violacea*, *Isotoma anglicana*). До субдомінантів належать *Lepidocyrtus lanuginosus*, *L. violaceus*. Серед значної кількості рецедентів виділяються *Willemia anophthalma*, *Neanura muscorum*, *Micraptorura absoloni*, *Orchesella bifasciata*. До субрецедентів належать *Ceratophysella denticulata*, *C. succinea*, *Pseudachorutes parvulus*, *Pseudisotoma sensibilis*, *Isotomurus plumosus*. Зареєстровані види представляють увесь набір життєвих форм колембол. В типологічній структурі найпомітніші лісові, еврибіонтні види та ногохвістки, що тяжіють до відкритих оселищ. Висока видова насиченість ізотомідами в угрупованні може свідчити про кращу їх пристосованість до розмаїття мікрокліматичних та едафотопних умов оліготрофних боліт.

В **лучних** фітоценозах загалом зареєстровано 40 видів ногохвісток. Проте за однакової кількості видів (по 26) в обох типах угруповань, в структурі домінування і якісному складі домінантів суходільної та заплавної лук спостерігаються відмінності. Так, на суходільній луці ядро еудомінантів формують *Hypogastrura assimilis*, *H. manubrialis*, *I. anglicana*. В групі домінантів та субдомінантів *F. quadrioculata*, *L. lanuginosus*, *Sminthurinus aureus*. Рецедентами зареєстровані *Cryptopygus cf. bipunctatus*, *Brachystomella parvula*, субрецедент *Desoria tigrina*. Серед життєвих форм ногохвісток присутні поверхнево-підстилкові біоморфи (16 видів) та підстилкові (10). Перевага еврибіонтних та лісо-лучних видів вказує на формування узлісно-лучного колемболокомплексу.

В угрупованні заплавної луки при наявності двох еудомінантів (*H. assimilis*, *Protaphorura subarmata*), спостерігається значна кількість домінантів і субдомінантів (*C. denticulata*, *Brachystomella parvula*, *Protaphorura armata*, *Folsomia fimetaria*, *Entomobrya marginata*, *E. muscorum*). Рецедентами зареєстровані *Cryptopygus cf. bipunctatus*, *Isotoma viridis*, субрецидентами - *Deuteraphorura variabilis*, *Folsomia lawrensei* і *Lepidocyrtus lignorum*. В колемболокомплексі переважають поверхнево-підстилкові форми. Спектр біотопних груп наполовину представлений еврибіонтними видами і на третину – лісо-лучними мешканцями та ногохвісткам, що віддають перевагу відкритим місцевостям.

Угруповання колембол **вільхово-грабового і грабово-березового лісів** налічують 43 види. Еудомінантами тут виступають *Protaphorura armata*, *Folsomia fimetaria*, домінант *F. quadrioculata*. В складі субдомінантів *Ceratophysella armata*, *Parisotoma notabilis*, *Pogonognathellus flavescens*. До кола рецидентів та субрецидентів входять *Willemia anophthalma*, *Isotomurus palustris*, *Orchesella cincta*, *Entomobrya marginata*. 70% від загального числа виявлених ногохвісток становлять еврибіонтні та лісові форми, що говорить про збірний тип угруповань в досліджених ценозах. Верхньопідстилкові та атмобіонтні біоморфи переважають у грабовому вільшняку, де спостерігалася підвищена вологість ґрунту. За рівнем гігропреферендума найчисельніші мезофіли та мезо-гігрофіли. Ногохвісток, спеціалізованих до сильно зволоженого середовища, налічується два види.

Досліджена фауна Collembola інтразональних фітоценозів Волинського Полісся має європейське походження. Присутність північно-європейських видів *A. septentrionalis*, *Folsomia fimetarioides*, *S. armeriae*, *D. hiemalis* свідчить про зв'язок фауни з бореальними колемболокомплексами. Це підтверджується домінуванням в болотних угрупованнях *A. septentrionalis* та *D. hiemalis*.

Порівняння таксономічного складу ногохвісток в інтразональних типах рослинності по ряду болото-лука-листяний ліс говорить про найбільше видове різноманіття цих безхребетних в болотних екосистемах. Адаптивні властивості колембол добре проявляються в складних умовах надмірного зволоження та зниженого мінерального живлення верхових боліт.

Література

1. Капрусь І.Я., Шрубівич Ю.Ю., Таращук М.В. Каталог колембол (Collembola) і протур (Protura) України. – Львів, 2006. – 164 с.
2. Капрусь І.Я. Таксономічна структура і типологія регіональних фаун ногохвісток (Collembola) Євразії. Наук. запис. Держ природ. музею. – Львів, 2010. – Вип. 26. – С. 39-50.
3. Капрусь І.Я. Ногохвостки (Collembola) Волино-Подолля // Екологія и фауна почвенных беспозвоночных Западного Волино-Подолля. – Киев: Наук. думка, 2003. – С. 100-172.
4. Рукавец Е.В. К изучению ногохвосток в естественных экосистемах западноукраинского Полесья // Проблемы почвенной зоологии. Матер. XV Всеросс. совещ. по почв. зоологии, 17-21 нояб. 2008 г. – Москва, КМК, 2008. – С. 78-79.
5. Рукавец Е.В. Ногохвостки Национального парка «Цуманская Пуща» (Волинское Полесье). /Итоги полевого сезона – 2010: I региональн. научн. зоолог. конфер., посвящ. Междун. году биоразнообразия, 12 дек. 2010 г. – Брест, 2010. – С. 26.
6. Цалан Ю. В. Таксономічна і типологічна структура фауни Collembola заплавної луки та її природоохоронне значення // Наук. зап. Держ. природ. музею. – Львів, 2010. – Вип. 26. – С. 51-60.

7. Шапошникова (Рукавец) Е.В. Ногохвостки хребта Черногоры Украинских Карпат. // Фауна и экология ногохвосток. М.: Наука, 1984. – С. 111-113.
8. Шрубович Ю.Ю. Таксономічна структура фауни колембол заходу України //Наук. зап. Держ. природ. музею. – Львів, 2004. – том 19.- С.57-64.
9. Шрубович Ю.Ю. Реакція угруповання ногохвісток (Collembola) на суцільне вирубування лісу в Розточчі // Наук. зап. Держ. природ. музею. – Львів, 2005. – том 21. С.139-146.
10. Stach J. The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world-fauna of this group of Insects // Acta. Monogr. Mus. Hist. Natur. Krakow. Family Isotomidae, 1947. -488 p.; Families Neogastruridae and Brachystomellidae, 1949a. – 341p.; Families Anuridae and Pseudachorutidae, 1949b. – 122 p.; Family Bilobidae, 1951. – 97 p.; Family Onychiuridae, 1954. – 219 p.; Families Neelidae and Dicyrtomidae, 1956. – 113 p.; Family Sminthuridae, 1957. – 287 p.; Tribe Orchesellini, 1960. – 151 p.; Tribe Entomobriini, 1963. – 140 p.

**ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ ФАУНЫ ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ
(ZOOGEOGRAPHICAL ELEMENTS OF FAUNA ORIBATID MITES RUSSIAN
FAR EAST)**

Рябинин Н.А.

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН

e-mail: amur21@ivep.as.khb.ru

На Дальнем Востоке в настоящее время известно свыше 600 видов орибатид. Орибатида играют важную роль в природе, поддерживают естественную скважность почв, участвуют в разложении и гумификации растительных остатков, распространяют по почвенному профилю микроорганизмы. Панцирные клещи – чрезвычайно медленно эволюционирующая группа, некоторым рецентным родам свыше 140 млн. лет [3]. Орибатида зачастую остаются «последними реликтами» аборигенных фаун при изменении ландшафтов. Древность группы, тесная связь с почвой, небольшая подвижность, богатство видами, широкое распространение делают панцирных клещей удобным объектом для биогеографических реконструкций. Динамика растительности, климата, регрессии и трансгрессии моря в прошлом, вулканическая деятельность – все эти изменения сказывались и на панцирных клещах. Становление и формирование фауны орибатид Дальнего Востока тесно связано с закономерностями формирования растительного покрова, а в более общем плане – с историей геологического развития Дальнего Востока.

Большинство ученых сходятся в том, что очертания береговой линии, расположение морей и суши в геологическом прошлом неоднократно менялись. Большое значение для становления современной фауны Дальнего Востока имели межконтинентальные обмены на месте Берингии – области вокруг современного Берингова пролива, где то обсыхали, то заливались обширные участки шельфа. В олигоцене на всем пространстве Евразии развилась тургайская флора с полидоминантными листопадными и хвойно-листопадными лесами. Остатки ее сохранились в Китае и Японии, в Приморье и Приамурье, в Закавказье, а также на юго-востоке Северной Америки. Доказано, что европейские листопадные (неморальные) леса являются обедненным и измененным дериватом тургайской флоры [4]. Начальный этап четвертичного периода ознаменовался повсеместным наступлением ледников. На юге Хабаровского края и в Приморье отдельные ледники имелись лишь в горах Сихотэ-Алиня. Остатки тургайских лесов сменились лиственничниками. В позднеюрмское время (около 15 тысяч лет назад) в связи с регрессией большая часть шельфа была осушена. Сахалин, Хоккайдо, Кунашир, о-ва Малой Курильской гряды и, возможно, Итуруп составляли общую сушу и имели сухопутные связи с Приморьем. Сахалин неоднократно соединялся с Хоккайдо, Японские острова представляли единое целое и соединялись с п-овом Корея. Типичны были лесотундровые ландшафты [1]. В это время южные теплолюбивые элементы не могли проникнуть на острова. В конце плейстоцена – начале голоцена началась послеледниковая трансгрессия моря. В среднем голоцене во время климатического оптимума на юге Сахалина разрослись дубово-ореховые широколиственные леса. На Итурупе и южных Курильских островах в это время росли бархат, граб, бук, ясень [2]. Продолжавшаяся трансгрессия привела к изоляции островов друг от друга и от материка. В конце среднего голоцена растительность на островах приобрела современный облик.

Фауна панцирных клещей Дальнего Востока складывается из многих зоогеографических элементов, характеризующихся разными типами ареалов, отражающих ее гетерогенность, разный возраст и происхождение. По типам ареалов

она делится на два основных комплекса – бореальный и палеарктический. В небольшом количестве представлены также виды с индо-малайскими связями.

Бореальный комплекс объединяет виды, имеющие широтное простираие и связанные в своем распространении, в основном, с зоной тайги (от лесотундры до лесостепи). В его составе можно выделить несколько групп.

Голарктическая группа видов отличается самым широким распространением в лесном поясе Палеарктики и Неарктики. Голарктические виды тяготеют к зонально-таежным экосистемам и наиболее широко представлены в фауне панцирных клещей Дальнего Востока: от 26% в фауне Курильских островов до 45% на Чукотке.

Транспалеарктические виды наиболее представлены в хвойных таежных и лиственных лесах Палеарктики. Виды, входящие в эту группу, отличаются наибольшей экологической пластичностью. В фауне панцирных клещей Дальнего Востока они чаще всего занимают второе место после голарктических видов. Голарктические и транспалеарктические ареалы относятся к наиболее ранним, их формирование происходило, скорее всего, в период повсеместного распространения тургайских хвойно-широколиственных лесов.

Амфипалеарктическая группа видов отличается от транспалеарктических тем, что входящие в нее виды имеют разорванный (дизъюнктивный) ареал, обусловленный современным отсутствием в Сибири зоны широколиственных лесов. Как указывает Г. О. Куренцова [5: 253], «это реликты, сохранившиеся до наших дней, видимо, с третичного или раннечетвертичного времени». Ареалы видов с дизъюнкцией в Сибири сформировались в период межледниковых потеплений.

Транссибирская группа видов распространена по лесной зоне северной части Азии от Урала до Курильских островов. Она сформировалась, по-видимому, на Ангарской суше и вместе с ельниками клещи смогли проникнуть на запад до Урала. Число транссибирских видов в фауне панцирных клещей Дальнего Востока невелико.

Ангарская группа включает виды, сформировавшиеся, как и виды транссибирской группы, на Ангарской суше. Они распространены, в основном, под пологом светлохвойных (лиственничных) лесов от берегов Тихого океана до р. Енисей. Всюду обычны, играют заметную роль в составе фауны региона, но немногочисленны.

Охотская группа рассматривается как часть ангарской фауны, автохтонно сформировавшаяся на северо-востоке Евразии. Охотские виды распространены по побережью Охотского моря, на Камчатке, Сахалине и Курильских островах. Некоторые доходят на юг Сихотэ-Алиня. По своему происхождению охотская группа связана с влажными темнохвойными лесами из ели аянской и горными стланиковыми лесами. Виды охотской группы наиболее представлены в этих типах леса и чаще всего немногочисленны (3-5%), но на Камчатке и в Магаданской области обычны: 15% и 22% соответственно.

Берингийская группа видов возникла на месте древней Берингии на стыке Азии и Северной Америки. По происхождению она близка к охотской, но отражает иные территориальные связи [5]. Преобразованные остатки этой фауны сохранились на Чукотке, в Магаданской области, на Камчатке, Аляске, Командорских и Алеутских островах. Берингийский мост в разные эпохи неоднократно нарушался и прекратил свое существование около 10 000 лет тому назад. Расселение видов шло и после исчезновения моста. Отдельные берингийские виды по лесным местообитаниям проникли в Приамурье, Приморье и на северные Курильские острова. Берингийские виды преобладают в Магаданской области (36% известной фауны), на Чукотке (около 20%), в остальных регионах их доля от 1 до 5%.

Амфиацифические виды в своем распространении тяготеют к лесным и приморским местообитаниям. Клещи этой группы немногочисленны и распространены по побережью Тихого океана: в Японии, Приморском, Хабаровском краях,

Магаданской области, Чукотке, в Канаде и Северной Америке. Так вид *Zachvatkinibates maritimus* встречается по литорали в Приморском крае, на Сахалине, южных Курильских островах, Чукотке, в Магаданской области, на Аляске, Юконе и в Британской Колумбии (Канада). Местообитания временами затапливаются морскими водами, клещи *Z. maritimus* чаще всего являются там единственными обитателями и встречаются в большом количестве [9]. Несомненно, по своему происхождению, как это видно из распространения клещей, это древняя группа, и сейчас мы видим лишь ее трансформированные остатки.

Палеархеарктический комплекс образован видами восточного и юго-восточного происхождения, отличается меридиональными ареалами и содержит значительное количество реликтовых и архаичных видов, зачастую принадлежащих к индо-малайским родам. Подавляющая часть видов палеархеарктического комплекса связана с неморальными широколиственными лесами, но некоторые виды могут достигать Камчатки. Наибольшее количество видов этого комплекса отмечено в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах юга Приморского края и южных Курильских островов. Палеархеарктический комплекс можно разделить на несколько групп видов, отражающих прошлые геологические связи территорий.

Маньчжурская континентальная группа видов распространена в южной части бассейна Амура, в Северо-Восточном Китае, многочисленна в северной части п-ова Корея, на юге острова Сахалин, на южных Курильских островах и севере Японии (о. Хоккайдо). Виды, входящие в эту группу, отражают неоднократные сухопутные связи, существовавшие в геологическом прошлом и осуществлявшиеся через сухопутный мост между Кореей и островами (Сахалином, Хоккайдо, южными Курильскими). Виды этой группы наиболее многочисленны и встречаются, в основном, под широколиственными и хвойно-широколиственными лесами, среди них много примитивных форм.

Маньчжурская континентально-островная группа практически входит в состав маньчжурской континентальной, но имеет некоторые особенности. Панцирные клещи, входящие в состав этой группы, распространены на юге Приморского края, на юге Сахалина, на южных Курильских островах и в Японии, в основном, на о. Хоккайдо. Подобный тип распространения отражает прошлые связи, существовавшие между материком и островами через сухопутные мосты, соединявшие Сахалин, южные Курильские острова и Хоккайдо [1]. Маньчжурские континентально-островные виды многочисленны как на материке, так и на островах, среди них много видов, описанных как новые для науки.

Маньчжурская островная группа состоит из видов, распространенных только на островах и не встречающихся на примыкающих территориях. Практически все эти виды являются островными эндемиками. В составе маньчжурской островной группы можно выделить несколько подгрупп: южнокурильско-японские, сахалино-курило-японские, Сахалино-японские, эндемики южных Курильских островов. Все они отражают различные этапы геологической истории Дальнего Востока.

Особый колорит и своеобразие фауне панцирных клещей юга Дальнего Востока придают представители индо-малайской фауны. Так, известный из индо-малайской области вид *Masthermannia tammillaris* найден на островах Кунашире, Шикотане, на юге Хабаровского края; индо-малайские виды *Hydronothrus crispus* и *Rostrozetes ovulum* отмечены во мхах прифумарольных участков и около горячих источников на о. Кунашир; представитель индо-малайского рода *Flagrosuctobelba* - *F. pennata* широко распространен на островах Кунашир и Шикотан [7, 8].

Таким образом, своеобразие Стенопейской (Маньчжурской) подобласти Восточноазиатской (Палеархеарктической) области определяет не присутствие голарктических, транспалеарктических и других бореальных элементов, а

палеархеоарктический и индо-малайский компоненты, которые не всегда могут быть четко разграничены. При этом наиболее важной является палеархеоарктическая составляющая, содержащая много эндемичных и субэндемичных видов, которые могут рассматриваться как автохтонные [6]. Основное ядро фауны сформировалось в период господства широколиственных тургайских лесов. Похолодания и орографические изменения привели к наступлению бореальной фауны (ангарская, охотская составляющие), теплолюбивые элементы или вымирили, или мигрировали вслед за отступавшими широколиственными лесами на юг. Наибольшее влияние на формирование современной фауны орибатид оказали оледенения, которые вытеснили теплолюбивые элементы в рефугиумы на юге Приморского края и южных Курильских островов. Существовавшие сухопутные связи между континентом, Сахалином, Японией способствовали проникновению в состав фауны индо-малайских и других юго-восточных элементов. В послеледниковый климатический оптимум многие теплолюбивые виды распространили свои ареалы на север и северо-восток значительно шире современных. Юг Дальнего Востока являлся рефугиумом теплолюбивой фауны третичного времени, которая в голоцене обогатила фауну Забайкалья и юга Сибири. Современная фауна панцирных клещей Дальнего Востока сформировалась в результате длительного взаимодействия бореальной и палеархеоарктической фаун. Здесь наблюдается смешение и взаимопроникновение бореальных, палеархеоарктических и индо-малайских фаунистических элементов и их викариатов. Юг Дальнего Востока отличается присутствием большого количества эндемиков, часть которых является реликтами поздне третичного времени.

Литература

1. Безверхий В. Л., Плетнев С. П., Набиуллин А. А. Очерк геологического строения и развития Курильской островодужной системы и смежных территорий // Растительный и животный мир Курильских островов (материалы Международного курильского проекта). Владивосток: Дальнаука, 2002. – С. 9-22.
2. Короткий А. М., Разжигаева Н. Г., Гребенникова Т. А. Осадконакопление и палеоландшафты позднего плейстоцена-голоцена р. Курилки (о. Итуруп, Курильские о-ва) // Тихоокеанская геология. 2000. – Т. 9, № 5. – С. 61-77.
3. Криволицкий Д. А., Красилов В. А. Панцирные клещи отложений верхней юры СССР // Морфология и диагностика клещей. Зоол. ин-т. Л. 1977. – С. 16-24.
4. Криштофович А. Н. Происхождение флоры ангарской суши // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.;Л., 1958. – Вып. 3. – С. 7- 42.
5. Куренцова Г. Э. Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья. Новосибирск: Наука СО. – 1973. – 230 с.
6. Крыжановский О. Л. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2002. – 237 с.
7. Паньков А. Н., Рябинин Н. А., Голосова Л. Д. Каталог панцирных клещей Дальнего Востока России. Часть 1. Каталог панцирных клещей Камчатки, Сахалина и Курильских островов. Владивосток; Хабаровск: Дальнаука, 1997. – 87 с.
8. Рябинин Н. А., Паньков А. Н. Каталог панцирных клещей Дальнего Востока России. Часть II. Континентальная часть Дальнего Востока. Владивосток-Хабаровск: Изд-во ДВО РАН, 2002. – 92 с.
9. Behan-Pelletier V. Oribatid mites (Acari: Oribatida) from the Yukon // Insects of the Yukon. Biological survey of Canada (Terrestrial Arthropods). – 1997. – P. 115-149.

**СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ЖУКОВ-ЛИСТОЕДОВ
(COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) КАРПАТ
(CONTEMPORARY CONDITION ON THE STUDY OF LEAF-BEETLES
(COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) OF THE CARPATHIAN)**

Сергеев М.Е.

Донецкий ботанический сад НАН Украины, г. Донецк
e-mail: eksgauster@mail.ru

Украинские Карпаты благодаря разнообразию форм рельефа и растительности имеют богатый и своеобразный видовой состав жесткокрылых насекомых или жуков, среди которых представители семейства жуков-листоедов (Chrysomelidae) составляют немалую долю. Большой интерес к этому семейству жесткокрылых объясняется рядом причин.

В первую очередь то, что к этому семейству относится ряд серьезных и массовых вредителей сельскохозяйственных и лесных растений. С другой стороны, жуки-листоеды удобный объект для решения многих научно-теоретических и практических задач. Многие виды из-за своей строгой приуроченности к кормовым растениям, условиям влажности, определенным биотопам, позволяют использовать жуков-листоедов как индикаторов определенных экосистем. Локальное распространение листоедов дает возможность использовать сведения об их ареалах для зоогеографических исследований. Все выше перечисленные причины послужили основанием для столь пристального внимания энтомологов к этому семейству жесткокрылых.

Обработав и проанализировав доступные литературные данные, нами условно выделены несколько этапов в истории изучения жуков-листоедов Украинских Карпат. Первый этап – XIX век и начало XX-го века, второй этап – охватывает практически весь XX-й век до распада СССР, и третий – постсоветский период – с начала 90-х годов и по настоящее время. Самые ранние сведения о видовом составе и экологии листоедов Карпат приведены в работах таких энтомологов, как А.М. Łomnicki (1884, 1886, 1905) и М. Rybiński (1903), R. Kuntze (1923, 1924), а также у некоторых других исследователей. В данных работах отражен значительный объем материала, собранного на протяжении нескольких лет специальных исследований. Не смотря на его не полноту уже вполне возможно сделать представление о богатстве и разнообразии населения жуков-листоедов на исследуемой территории. Второй этап, характеризуется началом активного комплексного изучения населения жуков-листоедов, как в целом Карпат, так и их отдельных районов. Более глубокое внимание уделяется изучению видового состава, экологии и биологии видов, их географии и хозяйственному значению. Этот период связан с работами таких энтомологов, как: А.А. Животовская (Зубенко) (1958, 1962, 1970, 1980 и др.), О.В. Лаврух (1962), В. Лазорко (1963), В.Ф. Палий (1960), В.М. Бровдий (1973, 1977, 1983), А.С. Константинов (1988, 1991 и др.). Для третьего этапа, в целом характерно отсутствие специальных обобщающих работ по фауне листоедов Украинских Карпат. Специальные исследования касаются либо отдельных природоохранных территорий (Kubisz et all., 1997), либо углубленного изучения таксономии и экологии отдельных родов или подсемейств жуков-листоедов (Надеин, 2010; Сергеев, 2005, 2007; Konstantinov, 1995, 1998).

В процессе подготовки работы был проведен анализа доступных литературных данных, посвященных жукам-листоедам исследуемой территории и прилегающих территорий Украины и соседних государств (Польша, Венгрия, Болгария, Беларусь) (Лопатин и др., 1996; Kusab, 1962; Rozner, 1996; Warchalowski, 1991, 2000 и др.). Также в работе использован материал фондовых коллекций Государственного природоохранного музея НАН Украины и материал, собранный на исследуемой

территории в период с 2001 по 2010 гг. и любезно предоставленный к обработке В.В. Мартыновым (г. Донецк). В результате проведенных исследований было установлено что, на сегодняшний день население жуков-листоедов Карпат насчитывает не менее 420 видов из 12 подсемейств и 71 рода. Это составляет не менее 60-65% от фауны листоедов Украины. Полученная цифра является предварительной, и в процессе дальнейших исследований будет уточнена. Однако, и полученный результат свидетельствует о том, что Украинские Карпаты обладают одной из богатейших региональных фаун жуков-листоедов на Украине, и сравнима по богатству видового разнообразия листоедов в степной зоне Украины – 423 вида из 13 подсемейств и 78 родов (Сергеев, in litt.). Для сравнения население листоедов наиболее изученных региональных фаун Украины составляет: юго-запад Украины – 301 вид из 13 подсемейств и 69 родов (Трач, 2006), юго-восток – около 360 видов из 13 подсемейств и 70 родов (Сергеев, in litt.), Крымский полуостров – 395 видов из 11 подсемейств и 69 родов (Мосякин, 2003).

Наиболее многочисленными, по видовому составу являются подсемейства Alticinae (около 200 видов из 24 родов), Chrysomelinae (около 70 видов из 14 родов) и Cryptocerinae (около 40 видов из 2 родов). Суммарно они составляют более половины видового состава семейства на исследуемой территории. Остальные подсемейства представлены следующим образом: Galerucinae (25 видов из 9 родов), Cassidinae (21 вид из 3 родов), Clytrinae (более 20 видов из 6 родов), Donaciinae (около 20 видов из 2 родов), Criocerinae (11 видов из 4 родов), Eumolpinae (5 видов из 3 родов), Zeugophorinae (3 вида из 1 рода), Orsodacninae (4 вида из 2 рода), Hispinae (1 вид из 1 рода). По мере дальнейших исследований возможно нахождение еще не менее 20-30 видов, отмеченных на смежных территориях. В этом отношении Карпаты, и в частности Закарпатье интересно как место проникновения на Украину в начале 2000х годов карантинного вредителя – западного кукурузного жука (*Diabrotica vergifera* J.L.Leconte, 1868), который проник сюда с территории Румынии и Венгрии. В настоящее время ареал вида охватывает практически всю территорию Украинских Карпат.

Поскольку Карпаты, как и любой горный район, неоднородны по своим природным условиям, то и жуки-листоеды, соответственно, распределены крайне неравномерно. Специально данный вопрос до настоящего времени не был изучен. Однако из работ В.Ф. Паля (1960) и А.С. Константинова (1988, 1991) известно о влиянии специфических природных условий Карпат на формирование видового состава листоедов такого подсемейства, как Alticinae. О роли Карпат, как своеобразного «центра смешения и перемещения энтомофауны Украины» подробно описано в работе С.И. Медведева (1956). Кроме того Украинские Карпаты представляют интерес как территория с наибольшим процентом эндемичных видов листоедов среди остальных зональных фаун Украины. Уникальные природные условия и их уязвимость со стороны хозяйственной деятельности человека стали причиной внесения в списки охраняемых животных нового издания Красной Книги Украины (2009) и нескольких видов жуков-листоедов, обитающих в Карпатах.

Согласно новому выпуску «Catalog of Palaearctic Coleoptera. 2010» в состав семейства Chrysomelidae в качестве подсемейства включено семейство Bruchidae (жуки-зерновки). Специальные фаунистические исследования по этой группе жесткокрылых как на территории Карпат, так и в целом в Украине не проводились с 50-60 годов прошлого века. Однако, на основании анализа литературных данных по сопредельным территориям Украины (Рыбалко, 1966, 1967) и Польши (Bogowiec, 1988) возможно предполагать, что видовой состав Bruchinae на исследуемой территории может составить не менее 20-25 видов. Поскольку данная группа, как и остальные жуки-листоеды, является хозяйственно важной, в первую очередь как вредители

зерновых запасов, то ее детальное изучение на территории Карпат в дальнейшем вполне актуально.

Подводя итог выше сказанному необходимо отметить, что несмотря на довольно высокую степень изученности фауны листоедов Украинских Карпат, по сравнению с некоторыми региональными фаунами Украины, например Украинское Полесье, интенсивного изучения и полной инвентаризации требует видовой состав, в соответствие с современными ревизиями и обзорными работами, необходимо более глубокое изучение экологии видов как на охраняемых территориях, так и на освоенных человеком.

Литература

1. Бровдій В. М. Жуки-листоїди. Галеруцини. – К.: Наукова думка, 1973. – 194 с. (Фауна України; т. 19, вип. 17)
2. Бровдій В. М. Жуки-листоїди. Хризомеліни. – К.: Наукова думка, 1977. – 388 с. (Фауна України; т. 19, вип. 16)
3. Бровдій В. М. Жуки-листоїди. Щитоноски і шипоноски. – К.: Наукова думка, 1983. – 192 с. (Фауна України; т. 19, вип. 20)
4. Животовская А.А. К фауне Halticinae (Chrysomelidae) Закарпатской области // Доклады и сообщ. Ужгородского гос. ун-та. Сер. биол. – Ужгород, 1957, № 1. – С. 51-53.
5. Зубенко А.А. Дополнительные данные к фауне Halticinae Закарпатской области // Науч. зап. Ужгородского гос. ун-та. – Ужгород, 1958. – Т. 31. – С. 155-158.
6. Зубенко А.А. Листоеды, живущие на древесных породах сем. Ивовых (Salicaceae) // Докл. и сообщ. Ужгородского гос. ун-та. Сер. биол. – Ужгород, 1962, № 5. – С. 47-49.
7. Зубенко А.А. Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) Закарпатья: автореф. дис. на соискание учен. степени канд. биол. наук: спец. 03.097 “зоология”. – Воронеж, 1970. – 17с.
8. Зубенко А.А. Экология и хозяйственное значение блошек рода *Altica* (Coleoptera, Chrysomelidae) лиственных лесов Закарпатья // Тез. докл. II съезда Укр. энтомол. общ-ва (г. Ужгород, 1-3 октября 1980 г.). – К., 1980. – С. 19.
9. Константинов А.С. Ландшафтно-зональные особенности распространения листоедов рода *Chaetocnema* (Coleoptera, Chrysomelidae) в европейской части СССР и на Кавказе // Вестник зоол. – 1988. – Вып. 6. – С. 42-47.
10. Константинов А.С. Ландшафтно-зональная структура фауны листоедов-блошек (Coleoptera, Chrysomelidae, Alticinae) Европейской части СССР и Кавказа // Фауна и экология жесткокрылых Белоруси. – Минск: Наука и техника, 1991. – С. 148-168.
11. Лаврух О.В. До вивчення листоїдів роду *Zeugophora* // Сучасна та минула фауна західних областей України. ...АН УРСР, Київ. – 1963. – С. 43-46.
12. Лазорко В. Матеріали до систематики і фауністики жуків України. – Ванкувер, 1963. – 123 с.
13. Лукьянович Ф.К., Тер-Минасян М.Е. Жуки-зерновки (Bruchidae). – М. Л. изд-во. АН СССР, 1957. – 207 с. (Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. XXIV, вып. 1.)
14. Медведев С.И. О роли Карпат в формировании энтомофауны Украины // Науч. зап. Ужгородского гос. ун-та. – 1956. – Т. 21. – С. 57-65.
15. Надеин К.С. Обзор рода *Psylliodes* Latreille (Coleoptera, Chrysomelidae) фауны России и сопредельных стран. II. Аннотированный список // Энтомол. обозрение. – 2010. – LXXXIX, 4. – С. 845-889.

16. Палій В.Ф. Еколого-фауністичні комплекси земляних блішок (Coleoptera, Chrysomelidae, Halticinae) Українських Карпат і Прикарпаття // Наук. зап. Наук.-Природознав. муз. АН УРСР. – 1960. – Т. 8. – С. 57-69.
17. Рыбалко А.П. Эколого-фаунистический обзор жуков-зерновок (Coleoptera, Bruchidae) степной зоны Украины / Зоол. журнал. – 1966. – Т. XLV, вып. 10, С. 1493-1503.
18. Рыбалко А.П. О распространении жуков-зерновок (Coleoptera, Bruchidae) в лесостепной зоне левобережной Украины / Энтотомол. обозрение. – 1967.– XLVI, 1, С. 156-162.
19. Сергеев М.Е. Обзор фауны Alticinae (Coleoptera, Chrysomelidae) Украины // Тез. докл. наук. конф. “Загальна і прикладна ентомологія в Україні”, присвяченої пам’яті чл.-кор. НАН України, д-ра. биол. наук, проф. В.Г. Доліна (м. Львів, 15-19 серпня 2005 р.). – Львів, 2005. – С. 191-192.
20. Сергеев М.Е. Обзор видов рода *Altica* Geoffroy, 1762 (Coleoptera: Chrysomelidae: Alticinae) фауны Украины // Изв. Харьков. энтотомол. об-ва. – 2007. – Т. XIV, вып. 1-2. – С. 69-80.
21. Червона книга України. Тваринний світ / за ред. І.А. Акімова. – К: Глобалконсалтинг, 2009. – С. 127-130.
22. Borowiec L. 1988. Bruchidae. Strakowace (Insecta: Coleoptera). – Warszawa: PWN. – 224 s. (Fauna Polski; t. 11).
23. Catalog of Palaearctic Coleoptera / Chrysomeloidea/ by I. Lobl & A. Smetana/ 2010. V. 6, Apollo books, Stenstrup. P. 334-644.
24. Kaszab Z. Levélbagárrak, Chrysomelidae. – Budapest : Magyarorszag állatvilága, 1962. – 416 p. (Fauna Hungaria; 9 Kot, 6 füz.).
25. Konstantinov A.S. Reviw of Palearctic species of *Crepidodera* Chevrolat (Coleoptera, Chrysomelidae, Alticina) // Spixiana. – 1995. – Т. 19, № 1. – P. 21-37.
26. Konstantinov A.S. Revision of the Palearctic species of *Aphthona* Chevrolat and cladistic classification of the *Aphthonini* (Coleoptera: Chrysomelidae: Alticinae). Mem. Entomol., Int. – Gainesville, 1998. – 429 p.
27. Kubisz D., Mazur M., Pawlowski J. Chrzaszczce Miodoborow (Zachodnia Ukraine) Czesc II. Aktualny stan poznania (Insecta: Coleoptera) // Studia Ośr. Dokument. Fizjograf. – 1997-1998. – Т. XXV. – P. 217-294.
28. Łomnicki A.M. Muzeum imienia Dzieduszyckich we Lwowie. Dział 1. Zoologiczny oddział zwieżat bezkręgowych. Chrzaszczce (Coleoptera). – IV. – 1886. – [32] + 308.
29. Łomnicki A.M. Catalogus Cleopterorum Haliciae. – Leopoli, 1884. – . 38-42.
30. Łomnicki A.M. Fauna Lwowa I okolicy. Chrzaszczce (Coleoptera. – Tegoskrzydla). Czesc IV // Nakladem akademii umiejetnosc w Krakowie. – 1905. – P. 1-18.
31. Rybiński M. Wykaz chrzaszczcow zebranych na podolu galicyjskiem przy szlaku kolejowym Zloczow-Podwoloczysca w latach 1884-1890 // Spraw. Kom. Fizyjograf. – Kraków, 1903. – Т. 37, cz. 2. – S. 57-175.
32. Rozner I. An update list of the Chrysomelidae of Hungary and the adjoining parts of the Carpatian Basin (Coleoptera) // Folia entomologica Hungarica, 1996. – V. LVII. – P. 243–260.
33. Warhalowski A. 1991. Chrysomelidae. Stonkowate (Insecta: Coleoptera). Część II (podrodziny Clytrinae i Cryptocephalinae). Warszawa: PWN, 347 s.
34. Warchałowski A. Chrysomelidae. Stonkowate (Insecta: Coleoptera). Część VII (podrodziny: Halticinae – zakończenie, Hispinae i Cassidinae). – Warszawa : PWN, 2000. – 257 s. (Fauna Polski; t. 13).

**ЗНАЧЕННЯ ПАРТЕНОГЕНЕЗУ У ФОРМУВАННІ СТРУКТУРИ
ФІЛЕТИЧНОГО РОЗМАЇТТЯ ГРУНТОВИХ ENOPLIA (NEMATODA)
(THE ROLE OF PARTHENOGENESIS IN FORMING OF PHYLETIC DIVERSITY
STRUCTURE OF SOIL-DWELLING NEMATODA ENOPLIA)**

Сусуловський А.С.

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

Оцінюючи філетичне розмаїття ґрунтових Enoplia ми не можемо оминати увагою той факт, що значна його частка припадає на одностатеві клональні форми, а телітокія є важливим поставником дискретних форм, котрі практичні таксономи описують, як нові види. В поглядах на статус таких форм існують суттєві розбіжності, що перешкоджає отриманню інтегральних показників таксономічного розмаїття.

Детально механізми репродукції серед ґрунтових еноплій досліджувалися лише на фітопатогенних видах з родини Longidoridae. Показано, що частина представників роду *Longidorus* Micoletzky, 1922 розмножуються шляхом мейотичного партеногенезу, при якому утворюється лише одне полярне тільце, а продукти анафазної рекомбінації відновлюють диплоїдність ядра [6]. В роді *Xiphinena* Cobb, 1913 виявлено групи, до яких входять десятки клональних форм, які не тільки добре відрізняються одна від одної на морфологічному та молекулярному рівнях, а й демонструють відміни в особливостях онтогенезу [9].

В рамках еволюційних теорій, особливо тих, що базуються на популяційно-генетичних підходах, переважно вважається, що клональні форми виникають відносно рідко, а час їх існування є суттєво меншим за такий у форм, що розмножуються амфіміктично [1]. На нашу думку такі погляди вступають в протиріччя з реальною картиною розмаїття еноплій, яка потребує детального дослідження. Оскільки вважається, що один з загальноприйнятих основоположних тезисів еволюційної теорії полягає в тому, що спорадичність таксономічного розподілу партеногенетичних форм свідчить про їх еволюційну приреченість, важливим є аналіз такого розподілу в межах конкретних систематичних груп [2].

Вже побіжний погляд на ґрунтових еноплій показує, що у них виникнення клональних форм є скоріше правилом ніж винятком, оскільки такі форми трапляються практично в усіх крупних родах, не кажучи вже про вищі таксони. Однак їх частка у конкретних родах сильно відрізняється. Так у родині Tripylidae центральний рід *Tripyla* Bastian, 1865 представлений переважно амфіміктичними формами. Такі звичайні, широко географічно та біотопічно розповсюджені види, як *T. affinis* de Man, 1880, *T. filicaudata* de Man, 1880, *T. glomerans* Bastian, 1865 та *T. setifera* Butschli, 1873 не схильні до утворення партеногенетичних клонів, а на території України нами зібрана лише одна клональна форма, що, однак, не виявляє близької спорідненості з двостатевими видами і відповідно до морфологічних критеріїв, які застосовуються в роді, заслуговує на виділення в окремий вид. На противагу цьому інший нечисленний рід тріпілід - *Tripylina*, Brzeski, 1963, сформований очевидно виключно партеногенетичними видами. Хоча для більшості рідкісних видів роду спосіб репродукції потребує підтвердження, для звичайного *T. arenicola* (de Man, 1880) телітокію можна стверджувати з певністю. На противагу родам з значним переважанням амфіміктичних видів існують крупні роди представлені майже виключно партеногенетичними формами. Так з 57 видів *Aporcelaimellus* Heyns, 1965 лише один, *A. ruscus* (Thorne, 1939), розмножується за участі самців [4, 5]. Для жодного з семи

видів роду *Boreolaimus* Andrassy, 1998 самці невідомі, і вони очевидно розмножуються партеногенетично. Аналізуючи цю ситуацію І. Андраши [3] навіть вважає спосіб репродукції важливою таксономічною ознакою родового рівня.

В хорологічному аспекті перехід до телитокії очевидно збільшує потенції до колонізації нових оселищ і формування широких, а часто й космополітичних, ареалів. Так серед, приблизно, 450 видів ряду Mononchida світової фауни, сім найбільш широко розповсюджених розмножуються партеногенетично [11]. Наша ревізія роду *Prionchulus*, Cobb, 1916 (Mononchidae) показала, що *P. spectabilis* (Ditlevsen, 1912) і близькі до нього нові види, для яких характерний амфіміксис, розповсюджені дуже локально і заселяють тільки інтразональні прибережні оселища на Балтиці, а партеногенетичні форми, зокрема *P. punctatus* Cobb, 1917, мають значно більші ареали і заселяють ширший спектр біотопів [10]. В роді *Clarkus* Jairajpuri, 1970 локальне розповсюдження двостатевого *C. patricius* Susulovsky, 1993 різко контрастує з повсюдністю партеногенетичного *C. papillatus* (Bastian, 1865), що вважається космополітом. Така картина характерна також для родів *Coomansus* Jairajpuri & Khan, 1977 та *Mononchus* Bastian, 1965 і для родини Mononchidae в цілому. Схожий реліктовий характер ареалів амфіміктичних видів, у випадках коли вони зустрічаються разом партеногенетичними клонами, відзначався і для інших груп безхребетних, наприклад, жуків родини Curculionidae [8]. Хоча в цьому випадку автори могли більш переконливо говорити про близьку спорідненість амфіміктичної і партеногенетичної форм.

Проведений нами аналіз конкретних таксоценів еноплій демонструє значну роль партеногенетичних видів. Так таксоцен остепненої луки урочища Хомиць лише на 38% сформований амфіміктичними видами. Деякі крупні таксономічні групи представлені лише клональними формами. Наприклад на Хомці нами виявлено сім видів хижих нематод ряду Mononchida і для всіх них було встановлено партеногенетичний спосіб розмноження.

Принципова роль, яку відіграють клональні форми в формуванні як філетичного, так і інших аспектів розмаїття вільноживучих нематод, спонукає до більш глибокого вивчення еволюційної ролі партеногенезу. Оскільки у значної кількості видів, що розмножуються без участі самців, вони все ж зрідка трапляються у природних популяціях, особливо перспективними виглядають спроби виявити можливість існування факультативного партеногенезу. В світлі досліджень, проведених на інших ґрунтових безхребетних, зокрема орібатидних кліщах, категоричні твердження про еволюційну безперспективність партеногенезу виглядають передчасними [7].

Література

1. Гребельный С.Д. Много ли на свете клональных видов. Часть 1. Отличие клональных форм от обычных двуполовых видов // Зоология беспозвоночных. – 2005. – 2, №1. – С. 79-102.
2. Мэйнард Смит Дж. Эволюция полового размножения. – Москва, 1981. – 271с.
3. Andrassy I. The genus *Boreolaimus* gen. n and its six species (Dorylaimida: Qudsianematidae), nematodes from the European Arctic // Fundamental and Applied Nematology. – 1998. – 21. – P.553-567.
4. Andrassy I. Free-living nematodes from the Ferto-Hansag National Park, Hungary // The Fauna of the Ferto-Hansag National Park. – Budapest, 2002. – P. 21-97.
5. Andrassy I. Free-living nematodes of Hungary (Nematoda errantia), III. – Budapest, 2009. – 608 p.

6. Dalmasso A. Cytogenetics and reproduction in *Xiphinema* and *Longidorus* // Nematode Vectors of Plant Viruses. – New York, 1975. – P.139-150.
7. Domes K., Norton R.A., Maraun R., Scheau S. Reevolution of sexuality breaks Dollo's law // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2007. – 104. – P. 7139-7144.
8. Suomalainen E., Saura A. Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals. I Polyploid Curculionidae // Genetics. – 1973. – 74. – P. 489-508.
9. Vrain T.C., Wakarchuk D.A., Levesque A.C., Hamilton R.I. Intraspecific rDNA restriction fragment length polymorphism in the *Xiphinema americanum* group // Fundamental and Applied Nematology. – 1993. – 15. – P.563-573.
10. Winizsewska G., Susulovsky A. Revision of the genus *Prionchulus* Cobb, 1916 (Nematoda: Mononchina). II. *Prionchulus spectabilis* (Ditlevsen, 1912) Cobb, 1916 and related species // Annales Zoologici. – 2004. – 54. – P. 491-509.
11. Yeates G.W., Boag B., Small R.W. Species diversity and biogeography of Mononchoidea (Nematoda) // Russian Journal of Nematology. – 1994. – 2. – P. 45-54.

**СХЕМА БІОСТРАТИГРАФІЧНОГО РОЗЧЛЕНУВАННЯ
НИЖНЬОКРЕЙДОВИХ ВІДКЛАДІВ РІВНИННОГО КРИМУ ЗА
ФОРАМІНІФЕРАМИ
(BIOSTRATIGRAPHIC SUBDIVISION SCHEME OF LOWER CRETACEOUS OF
PLAIN CRIMEA BY FORAMINIFERAS)**

Тузяк Я.М.

Львівський національний університет імені Івана Франка, м. Львів
e-mail: tuzyak@rambler.ru

Надзвичайно складні палеогеографічні умови осадо накопичення ранньокрейдової епохи, різна повнота розрізів, фаціальне різноманіття відкладів, нерівномірний розподіл в них решток форамініфер та значні глибини залягання (понад 4000 м) нижньокрейдового комплексу ускладнюють стратифікацію відкладів нижньої крейди Рівнинного Криму. З огляду на такий стан розрізів нижньої крейди і поширення в них решток мікрофауни на території району досліджень виділено два ранги біостратонів – форамініферові зони та верстви з фауною (Стратиграфічний кодекс України, 1997) [6].

Готерив–баремський яруси. Верстви з *Marginulinopsis sigali* – *Dorothia kummi* (K_{1g1}) встановлені у межах південно-східної частини Рівнинного Криму (розріз св. Солдатівська–1, інт. 1403–1481 м). Асоціація складена 16 видами. Характерний комплекс представлений таксонами, стратиграфічний діапазон яких обмежений готеривом–раннім баремом: *Dorothia kummi* (Zedl.), *Lenticulina akmetchetica* Mjatl., *L. ouachensis ouachensis* Sigal, *L. sp.*, *L. turgidula* (Reuss), *Marginulinopsis sigali* Bart., Bett. et Bolli, *Citharina rudocostata* Bart. et Brand. Обсяг біостратону: нижня межа верств визначена появою видів-індексів, верхня – появою видів-індексів вищележачого біостратону, а саме *Hedbergella sigali* (Moul.) та *H. tuschepsensis* (Ant.), що діагностують відклади нижнього барему. Кореляція: з однойменними зонами Гірського Криму, Північного Кавказу, зоною *Naplophragmoides vocontianus*, *Dorothia ouachensis* Середземномор'я, зоною *Globuligerina hoterivica* західної Африки, зоною *Reorhax torus* – *Globulina praelacrima obesa* – *Astacolus assurgens* Прикаспійської низовини. Геологічний вік: зона *Marginulinopsis sigali* – *Dorothia kummi* у низці регіонів Тетисної області (Гірський Крим, Північний Кавказ) характеризує утворення нижнього готериву, що дає підстави вважати однойменні верстви Рівнинного Криму нижньоготеривськими. За планктонними форамініферами вони відповідають нижній частині верств з *Globuligerina hauterivica* у біостратиграфічних схемах (1986, 1991а, 2006, 1991б) [1–3, 5]. Згідно до Шкали Геологічного Часу нижньої крейди ця частина розрізу виділена в обсязі форамініферової зони *Hedbergella sigali/delrioensis* (готерив). Отже, вік верств – рання крейда, ранній готерив.

Верстви з *Hedbergella sigali* – *Hedbergella tuschepsensis* (K_{1br1}) встановлені у межах південно-східної частини Рівнинного Криму (розріз св. Солдатівська–1, інт. 1330–1403 м). Асоціація складена 11 видами. Характерний комплекс (час існування таксонів обмежений раннім баремом–пізнім аптом): *Lenticulina nimbifera* (Espit. et Sigal), *Conorotalites bartensteini intercedens* Bett., *Gavelinella barremiana* (Bett.), *Hedbergella sigali* (Moul.), *H. tuschepsensis* (Ant.), *Blefuscuiana aptica* (Agal.), *B. primare* (Kretsch. et Gorb.). Обсяг біостратону: верстви охоплюють інтервал від першої появи виду-індексу *Hedbergella tuschepsensis* (Ant.) до появи *Blefuscuiana primare* (Kretsch. et Gorb.) й *Favusella tardita* (Ant.) – видів-індексів перекривних верств. Кореляція: з однойменними верствами Гірського Криму, Північного Кавказу, верствами з *Clavihedbergella tuschepsensis* Грузії, зонами *Hedbergella sigali*,

Clavihedbergella eocretacea Середземномор'я, зонами *Hedbergella tuschepsensis* та *H. artica* Західної Африки, зоною *Hedbergella sigali* Тунісу, верствами з *Gaudryina neocomica* – "*Conorbinopsis humilis*" й *Choffatella geokderensis* Західного Туркменістану. Геологічний вік: верстви з *Hedbergella sigali* – *Hedbergella tuschepsensis* у низці регіонів Тетисної області (Гірський Крим, Північний Кавказ) характеризують утворення нижнього барему, що дає підстави вважати однойменні верстви Рівнинного Криму нижньобаремськими. Їхні аналоги, представлені одним видом-індексом, відомі на тому ж стратиграфічному рівні в Західній Європі, Північній Африці, Східній Атлантиці. Згідно до Шкали Геологічного Часу нижньої крейди ця частина розрізу виділена в обсязі форамініферової зони *Hedbergella similis*, а зона *Hedbergella sigali/delrioensis* охоплює утворення нижчого хроностратиграфічного рівня і відповідає обсягу готеривського ярусу. Отже, вік біостратону – рання крейда, ранній барем.

Верстви з *Favusella tardita* – *Blefuscuiana primare* (K_{1br_2}) встановлені у межах південної та центральної частин Рівнинного Криму, розрізи св.: Солдатівська–1 (інт. 1295–1333 м), Нижньогірська–6 (інт. 2392–2582 м), Клепінінська–1 (інт. 2775–2936 м), Красногвардійська–2 (інт. 2380–2597 м). Асоціація складена 16 видами. Характерний комплекс: таксони, стратиграфічний діапазон яких обмежений раннім–пізнім баремом та пізнім баремом–раннім аптом: *Blefuscuiana primare* (Kretsch. et Gorb.), *Clavihedbergella globulifera* (Kretsch. et Gorb.), *Favusella tardita* (Ant.), *Conorotalites bartensteini intercedens* Bett., *Conorboides caucasicus* (Z. Kusnetz. et Ant.), *Gavelinella barremiana* (Bett.). Обсяг біостратону: нижня межа верств визначена появою видів-індексів – *Favusella tardita* (Ant.), *Blefuscuiana primare* (Kretsch. et Gorb.). Верхня – зникненням *Marginulinopsis sigali* Bart., Bett. et Bolli. Кореляція: з однойменними верствами з *Globuligerina tardita* – *Clavihedbergella primare* Гірського Криму, Північного Кавказу, зоною *Miliammina mjatliukae* – *Conorbinopsis barremicus*, *Gavelinella barremiana* Прикаспійської низовини, зоною *Conorbinopsis barremicus* – *Gavelinella balchanica* Західного Туркменістану, верствами з *Hedbergella globigerinelloides*, *H. simplex*, *Globigerinelloides ultramicrus* Атлантики, зоною *Conorotalites intercedens*, *Conorotalites aptiensis* Середземномор'я, зоною *Clavihedbergella subcretacea* та *Schackoina pustulans* Тунісу. Геологічний вік: існування однойменних біостратиграфічних підрозділів за форамініферами або одного з видів-індексів на тому ж стратиграфічному рівні у регіонах Західного і частково Східного Мезотетису (Гірському Криму, Північному Кавказі й Грузії) дає нам підстави діагностувати вмісні утворення і визначати їхнє положення у ЗСШ. У низці регіонів Тетисної області (Гірський Крим, Північний Кавказ) верстви з *Favusella tardita* – *Blefuscuiana primare* характеризують утворення верхнього барему, що дозволяє вважати однойменні верстви Рівнинного Криму верхньобаремськими. Згідно до Шкали Геологічного Часу нижньої крейди ця частина розрізу відповідає нижній частині форамініферової зони *Globigerinelloides blowi*. Вік верств – рання крейда, пізній барем.

Аптський ярус. Верстви з *Blefuscuiana aptica* (K_{1a_1}) встановлені у межах центральної частини Рівнинного Криму, розрізи св.: Клепінінська–1 (інт. 2591–2775 м), Красногвардійська–2 (інт. 2200–2380 м), Баранівська–1 (інт. 2440–2272 м). Асоціація складена 21 видом. Характерними є таксони, стратиграфічний діапазон яких обмежений пізнім баремом–раннім аптом, раннім аптом та раннім–пізнім аптом: *Saccammina aptica* Samysch., *Vaginulina (Psilocitharella) sp.*, *Lenticulinella schutskajae* Samysch. et Said., *Astacolus crepidularis tricarinella* (Reuss), *Conorotalites bartensteini aptiensis* Bett., *C. bartensteini intercedens* Bett., *Gavelinella barremiana* (Bett.), *G. infracomplanata* (Mjatl.), *Mironovella juliae* (Mjatl.), *Hoeglundina aptiensis* (Mjatl.), *Clavihedbergella globulifera* (Kretsch. et Gorb.), *Blefuscuiana aptica* (Agal.), *B. primare* (Kretsch. et Gorb.), *Hedbergella sigali* (Moul.), *H. tuschepsensis* (Ant.). Обсяг біостратону: нижня межа визначена появою видів-індексів – типових великих форм

планктону *Blefuscuiana aptica* (Agal.), а також бентосних – *Gavelinella infracomplanata* (Mjatl.), *Hoeglundina aptiensis* (Mjatl.), *Mironovella juliae* (Mjatl.), верхня – зникненням *Blefuscuiana primare* (Kretsch. et Gorb.), *Hedbergella sigali* (Moul.), *H. tuschepensis* (Ant.). Кореляція: з однойменними верствами з *Blefuscuiana aptica* Гірського Криму, Північного Кавказу, Грузії, зонами *Hedbergella similis*, *Globigerinelloides gottisi* – *Gl. duboisi*, *Globigerinelloides maridalensis* – *Gl. blowi* і нижньою частиною *Schackoina cabri* Середземномор'я, зонами *Hedbergella similis*, *Globigerinelloides duboisi*, *Gl. blowi* Західної Африки, зонами *Planomalina* (*Gl.*) *ferreolensis* та *Pl. (Gl.) algeriana* Тунісу, зонами *Globigerinelloides gottisi*, *Gl. maridalensis* Північної Мексики, зоною *Globigerinelloides maridalensis* – *Gl. gottisi* Атлантики. Геологічний вік: верстви з *Blefuscuiana aptica* Рівнинного Криму за стратиграфічним положенням відповідають амонітовій зоні *Deshayesites deshayesi*, яка діагностує утворення нижнього апту. За планктонними форамініферами вони охоплюють два біостратиграфічні підрозділи – верстви з *Hedbergella aptica* та зону *Blowiella blowi* – *Hedbergella bollii* у схемах (1986, 1991a, 1991b, 2006). Згідно до Шкали Геологічного Часу нижньої крейди ця частина розрізу виділена в обсязі двох форамініферових зон: верхньої – *Globigerinelloides blowi* та *Leupoldina cabri*. Виділені верстви корелюються з верхньою частиною зони *Globigerinelloides blowi*. Вік верств рання крейда, ранній апт.

Зона ***Hedbergella gorbachikae*** (K_{1a2-3}) встановлена у межах північно-західної і центральної частин Рівнинного Криму, розрізи св.: Єлизаветівська–500 (інт. 1550–1654 м), Східно-Воронківська–1 (інт. 3678–3500 м). Асоціація складена 15 видами. Керівні представлені *Hedbergella gorbachikae* Long. й *H. praetrocoidea* (Kretsch. et Gorb.), перший з яких охоплює інтервал верхи середнього і низи верхнього апту, другий – відповідає обсягу середнього апту. Асоціація цих видів є хорошим індикатором відносного геологічного віку вмісних порід і визначає утворення середнього апту. До характерних належать види, час існування яких обмежений середнім–пізнім аптом або пізнім аптом–раннім альбом: *Tristix acutangulum* (Reuss), *Lenticulina busatchensis* Vass., *Palmula kasachstanica* Aleks., *Marginulina inaequalis* Reuss, *Saracenaria* sp., *Gavelinella intermedia biinvoluta* (Mjatl.), *G. hostaensis* (Moroz.), *Blefuscuiana aptica* (Agal.), *H. trocoidea* (Gand.). Обсяг біостратону: зона охоплює інтервал від першої появи до повного зникнення виду-індексу *Hedbergella gorbachikae* Long. Кореляція: з однойменною зоною Північної Мексики, зонами *Leupoldina cabri*, *Globigerinelloides algerianus* Атлантики, зонами *Leupoldina cabri*, *Globigerinelloides ferreolensis*, *Gl. algerianus* Західної Африки, Середземномор'я й Мексики, зонами *Leupoldina protuberans*, *Globigerinelloides ferreolensis*, *Gl. algerianus* Гірського Криму і Північного Кавказу, зонами *Globigerinelloides ferreolensis*, *Gl. algerianus* Грузії. У схемах розчленування Прикаспійської низовини, Мангишлаку, Устюрту, Західного Туркменістану зона Рівнинного Криму відповідає біостратиграфічним підрозділам, визначеним переважно за бентосними форамініферами, зіставлення з якими проведено на підставі знаходження в асоціаціях зональних комплексів спільних форм. Геологічний вік: вид-індекс *Hedbergella gorbachikae* Long. у межах Рівнинного Криму починає своє існування нижче рівня знаходження зонального амоніта *Acanthohoplites polani* і також зустрічається на рівні його поширення, що є підставою для визначення відносного віку біостратону. Таке ж стратиграфічне поширення має таксон в регіонах Тетисної області і за її межами. Для такого трактування також слугує положення однойменної зони у Шкалі Геологічного Часу нижньої крейди, яка охоплює дві амонітових зони *Parahoplites melchioris*, *Nolaniceras polani*, перша з яких датує утворення верхів середнього апту, а друга – пізнього апту. Отже, вік біостратону – рання крейда, верхи середнього–низи раннього апту.

Верстви з ***Hedbergella trocoidea*** (K_{1a3}) встановлені у межах центральної та північно-західної частин Рівнинного Криму, розрізи св.: Східно-Воронківська–1

(інт. 3500–3425 м), Тетянівська–5 (інт. 4242–4515 м), Первомайська–1 (інт. 4512–4752 м), Клепінинська–1 (інт. 2380–2591 м), Красногвардійська–2 (інт. 1979–2200 м). Асоціація складена 14 таксонами. Керівні: *Hedbergella gorbachikae* Long. – вид, який закінчує своє існування на початку пізнього апту. Характерними є види, час існування яких обмежений середнім–пізнім аптом або пізнім аптом–раннім альбом: *Tristix acutangulum* (Reuss), *Lenticulina busatchensis* Vass., *Palmula kasachstanica* Aleks., *Marginulina inaequalis* Reuss, *Saracenaria* sp., *Gavelinella intermedia biinvoluta* (Mjatl.), *G. hostaensis* (Moroz.), *Blefuscuiana aptica* (Agal.), *Hedbergella trocoidea* (Gand.). Обсяг біостратону: верстви охоплюють інтервал від першої появи виду-індексу *Hedbergella trocoidea* (Gand.), зникнення планктонної форми *H. praetrocoidea* (Kretsch. et Gorb.) до появи *Hedbergella planispira* (Tapp.) – виду-індексу вищележачого біостратону. Кореляція: з зонами *Hedbergella trocoidea*, *Ticinella bejaouaensis* Атлантики, Західної Африки, Середземномор'я, зоною *Hedbergella trocoidea* Мексики, зонами *Biglobigerinella barri*, *Hedbergella/Ticinella roberti* Тунісу, з верхньою частиною зони *Planomalina cheniouensis* – *Ticinella roberti* Гірського Криму, Північного Кавказу, нижньою частиною верств з *Clavihedbergella globulifera* – *Hedbergella trocoidea* Грузії, зонами *Turrilina evexa*, *Quadriformina minima* Прикаспійської низовини та *Evolutinella formosa*, *Dorothia gradata*, *Hedbergella planispira* Мангшлаку й Устюрту, верствами з *Hedbergella aptica* і зоною *Hedbergella planispira* – *Orthokarstenia asperula* Західного Туркменістану. Геологічний вік: верстви з *Hedbergella trocoidea* відповідають амонітовим зонам *Acanthohoplites polani* та *Huracanthoplites jacobii* верхнього апту. Згідно до Шкали Геологічного Часу нижньої крейди верстви зіставляються з зонами *Ticinella bejaouaensis* і нижньою частиною *Hedbergella planispira*. Та обставина, що вид-індекс у низці регіонів Тетисної області зафіксований на рівні пізнього апту, дає підстави для визначення віку верств – рання крейда, пізній апт.

Альбський ярус. Зона *Hedbergella planispira* (K_{1al1-2}) встановлена у межах центральної та північно-західної частин Рівнинного Криму, розрізи св.: Східно-Воронківська–1 (інт. 3107–3425 м), Клепінинська–1 (інт. 1834–2388 м). Асоціація складена 18 таксонами. Характерні, час існування яких охоплює піній апт–ранній альб, ранній–середній альб – це *Gavelinella hostaensis* (Moroz.), *G. sagisensis* (Mjatl.), *G. djaffarovi* (Agal.), *Hedbergella planispira* (Tapp.), *H. globigerinellinoides* (Subb.), *H. trocoidea* (Gand.), *Blefuscuiana aptica* (Agal.). Обсяг біостратону: нижня межа проведення верств умовна і визначена появою виду-індексу *Hedbergella planispira* (Tapp.). Крім того, тут з'являються *Gavelinella djaffarovi* (Agal.) та *G. sagisensis* (Mjatl.). Верхня – фіксується появою перших типових *Trochogerina infracretacea* (Glaessn.) і масовим скупченням *H. globigerinellinoides* (Subb.). Кореляція: з однойменною зоною Середземномор'я, Гірського Криму, верствами Північного Кавказу, Грузії, зонами *Ticinella bejaouaensis*, *T. primula* Мексики й Атлантики, Західної Африки, зоною *Ticinella roberti* Тунісу. Геологічний вік: у більшості регіонів Тетисної області розуміння обсягів біостратону *Hedbergella planispira* різне. У межах Західного Мезотетису він охоплює дві амонітові зони – верхню частину *Huracanthoplites jacobii* (верхи верхнього апту) і цілу зону *Leumeriella tardefurcata* (нижній альб). У межах Східного Мезотетису (Гірський Крим, Північний Кавказ) його стратиграфічний діапазон значно ширший, оскільки вид-індекс *H. planispira* зустрічається не лише на рівні знаходження нижньоальбських амонітових зон, але й на рівні середньоальбських. Згідно до Шкали Геологічного Часу нижньої крейди зона *Hedbergella planispira* охоплює дещо більший стратиграфічний діапазон і відповідає верхній частині амонітової зони *Huracanthoplites jacobii* (пізній апт) й обсягу зони *Leumeriella tardefurcata* (ранній альб) і визначає вік вмісних порід як верхи пізнього апту–ранній альб. Дещо по-іншому вік біостратону інтерпретований в межах Грузії,

Прикаспійської низовини, Мангишлаку, Устюрту й Західного Туркменістану. Так, згідно з біостратиграфічною схемою Грузії (1998) верстви з *H. planispira* діагностують утворення середнього альбу і відповідають амонітовим зонам *Hoplites dentatus* і *Oxutropidoceras roissyanum*. За схемами (1988, 2006, 1991a) для Мангишлаку, Устюрту й Західного Туркменістану зона *Hedbergella planispira* виділена на значно нижчому хроностратиграфічному рівні і характеризує утворення верхнього апту. Майже у більшості зазначених регіонів біопідрозділ охоплює амонітову зону *Leumeriella tardefurcata*, що й визначає його вік і глобальну кореляцію, а саме – рання крейда, ранній–середній альб.

Верстви з *Trochogerina infracretacea*–*Hedbergella globigerinellinoides* (K_{1a3}) встановлені у межах північно-західної частини Рівнинного Криму, розрізи св.: Східно-Воронківська–1 (інт. 2122–3080 м), Рилєєвська–2 (інт. 3350–3632 м), Тетянівська–5 (інт. 3330–3878 м), Ільїнська–1 (інт. 3495–3560 м), Каштанівська–3 (інт. 2575–2742 м). Асоціація складена 17 таксонами. До характерних належать види, час існування яких охоплює ранній–пізній альб, пізній альб–ранній сеноман або обмежений середнім–пізнім альбом – це *Gavelinella limpida* Aleks., *Trochogerina infracretacea* (Glaessn.), *Hedbergella globigerinellinoides* (Subb.), *H. portdownensis* (Will.-Mitch.). Обсяг біостратону: нижня межа проведення верств умовна і встановлена за появою виду-індексу *Trochogerina infracretacea* (Glaessn.) і масовим скупченням *Hedbergella globigerinellinoides* (Subb.). Крім того, тут з'являються нові види *Heterohelix washitensis* (Tapp.), *Hedbergella portdownensis* (Will.-Mitch.), *Gavelinella limpida* Aleks. Верхня межа визначена появою *Rotalipora ticinensis* (Gand.) – виду-індексу вищележачого біостратону. Кореляція: з однойменними верствами Гірського Криму, Північного Кавказу, Грузії, зоною *Ticinella breggiensis* Атлантики, Середземномор'я, Західної Африки, зонами *Thalmaninella ticinensis subticinensis*, *Th. ticinensis ticinensis* Тунісу. У Прикаспійській низовині, Мангишляці й Устюрті розчленування ґрунтується переважно на бентосних формах з аглютинованою стінкою. Геологічний вік: верстви з *Trochogerina infracretacea* – *Hedbergella globigerinellinoides* відповідають амонітовим зонам *Hysteroceras orbigny* (верхнього альбу), які є надійними індикаторами утворень верхнього альбу низки регіонів Тетисного поясу. Крім того, аналоги верств з *Trochogerina infracretacea* – *Hedbergella globigerinellinoides*, виділені у Рівнинному Криму, зафіксовані на тому ж стратиграфічному рівні й в інших територіях, що дозволяє розглядати їхній відносний геологічний вік як верхній альб. Згідно до Шкали Геологічного Часу біостратон зіставляються з зонами *Ticinella praeticinensis* і *Rotalipora subticinensis*. Отже, вік верств – рання крейда, пізній альб.

Зона *Rotalipora ticinensis* (K_{1a3}) встановлена у межах північно-західної частини Рівнинного Криму, розрізи св.: Східно-Воронківська–1 (інт. 1771–2122 м), Рилєєвська–2 (інт. 3260–3350 м), Каштанівська–3 (інт. 2575–2648 м). Асоціація складена 18 таксонами. До характерних належать види, час існування яких охоплює пізній альб–ранній сеноман – це *Gavelinella cenomanica* (Brotz.), *Lingulogavelinella zoratensis* (Mjatl.), *Heterohelix washitensis* (Tapp.), *Hedbergella portdownensis* (Will.-Mitch.), *H. aff. caspia* Vass., *Planomalina buxtorfi* Gand., *Praeglobotruncana delrioensis* (Plumm.), *Rotalipora ticinensis* (Gand.), *R. appenninica* (Renz). Обсяг біостратону: нижня межа проведення зони встановлена за появою виду-індексу *Rotalipora ticinensis* (Gand.), а також супутніх характерних видів *Hedbergella aff. caspia* Vass., *Planomalina buxtorfi* Gand., *Praeglobotruncana delrioensis* (Plumm.), *Trochogerina infracretacea* (Glaessn.). Верхня межа визначена появою *Rotalipora appenninica* (Renz) – виду-індексу вищележачого біостратону. Кореляція: з однойменними зонами регіонів Тетисної області, Атлантичного й Тихого океанів. Геологічний вік: зона *Rotalipora ticinensis* відповідає амонітовій зоні *Stoliczkaia dispar* і верствам з *Aucellina gryphaeoides*, які ідентифікують утворення верхів верхнього альбу низки регіонів Тетисного поясу.

Крім того, аналоги зони *Rotalipora ticinensis* зафіксовані на тому ж стратиграфічному рівні й у межах інших територій Західного, Центрального Мезотетису й Атлантики, що визначає її положення у ЗСШ. Згідно до Шкали Геологічного Часу біопідрозділ зіставляється з зонами *Rotalipora ticinensis*, *R. arrenpinica*. Вік біостратону – рання крейда, верхи пізнього альбу.

Виконані біостратиграфічні дослідження дозволили зробити такі висновки:

1. Аналіз стратиграфічного й географічного поширення ранньокрейдових форамініфер Рівнинного Криму дозволив визначити три категорії таксонів – керівні, характерні, серед яких обрано види-індекси, та фонові. Побудовано схему поширення форамініфер у нижньокрейдових відкладах Рівнинного Криму.

2. За результатами біостратиграфічного вивчення ранньокрейдових форамініфер Рівнинного Криму виділено головні й допоміжні біостратони – три зони і шість верств з фауною (див. рис.) й підтверджено наявність у межах території досліджень утворень нижнього готериву, барему, апту й альбу. Так, відклади нижнього готериву виділені в обсязі верств з *Marginulinopsis sigali* – *Dorothia kummi*, нижнього барему – верств з *Hedbergella sigali* – *Hedbergella tuschepsensis*, верхнього барему – в обсязі верств з *Favusella tardita* – *Blefuscuiana primare*, нижньому апту відповідають верстви з *Blefuscuiana aptica*, верхи середнього і низи верхнього апту виділені в обсязі верств з *Hedbergella gorbachikae*, верхній апт розглянутий в обсязі верств з *Hedbergella trocoidea*, утворення альбу – в обсязі верств з *Hedbergella planispira* (нижній і середній), *Trochogerina infracretacea* – *Hedbergella globigerinellinoides* (нижня частина верхнього альбу) і зони *Rotalipora ticinensis* (верхи верхнього альбу).

3. Створено схему біостратиграфічного розчленування нижньокрейдових відкладів Рівнинного Криму (рис.), в якій біостратиграфічні підрозділи за форамініферами зіставлені з зонами за амонітами (апт, альб) та супровідними комплексами молюсків (готерив, барем, верхи середнього апту) (Р.Й. Лещух, 1992) [4], з регіональними біопідрозділами Півдня колишнього СРСР (Т.М. Горбачик, 1991) [5] та хроностратиграфічними підрозділами Геологічної Часової Шкали (GTS, 2004) [7]. Так, прив'язка форамініферових біопідрозділів до амонітових зон визначила їх чітке стратиграфічне положення у розрізі, зіставлення з регіональними біопідрозділами – поширення на площі, а з хроностратиграфічними – стратиграфічне положення у ЗСШ та відносний геологічний вік.

Література

1. Горбачик Т.Н. Юрские и раннемеловые планктонные фораминиферы юга СССР. – М.: Наука, 1986. – 231 с.
2. Зональная стратиграфия фанерозоя СССР. Справочное пособие / Андреева-Григорович А.С., Атабекян А.А., Беленкова В.С. и др. – М.: Недра, 1991. – 160 с.
3. Зональная стратиграфия фанерозоя России / Науч. ред. Т.Н. Корень. – СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2006. – 255 с.
4. Лещух Р.Й. Нижня крейда заходу і півдня України. – К.: Наук. думка, 1992. – 208 с.
5. Практическое руководство по микрофауне СССР : в 9 т. Т. 5. Фораминиферы мезозоя / Науч. ред. А.Я. Азбель, А.А. Григялис. – М-во геологии СССР. Всесоюз. нефтяной науч.-исслед. геол.-развед. ин-т. – Л.: Недра, 1991. – 375 с.
6. Стратиграфічний кодекс України. – К., 1997. – 25 с.
7. A Geologic Time Scale / Gradstein F.M., Ogg J.G., Smith A.G. et al. – Cambridge University Press, 2004. – 589 p.

Система		Міжнародна стратиграфічна шкала, 2004 [195]		Регіональні біопідрозділи Півдня колишнього СРСР (Т.М. Горбачик, 1991) [87, 144]		Рівнинний Крим (за результатами автора)		Види-індекси										Супровідні комплекси форамініфер							
Відпін	Ярус	Підярус	Зони (зональний стандарт за амонітами Тетисної області, Hoedemaeker et al., 2003)	Зони	Зони, верстви з фауною		Зони і верстви з фауною	Marginulinopsis sigali Bart., Bett. et Bolli	Dorothia kummi (Zedler)	Hedbergella tuschepsensis (Ant.)	Hedbergella sigali (Moull.)	Blefuscuana aptica (Agal.)	Blefuscuana primare (Kretsch. et Gorb.)	Favusella tardita (Antonova)	Hedbergella gorbachikae Long.	Hedbergella trocoidea (Gand.)	Hedbergella planispira (Tapp.)	Hedbergella globigerinelloides (Subb.)	Trochogenerina infracretacea (Glaessn.)	Rotalipora tichensis (Gand.)					
			Зони	Планктонні форамініфери	Планктон		Бентос	Планктон і бентос																	
КРЕЙДОВА НИЖНІЙ	Альпський	Верхній	Stoliczkaia dispar	Rotalipora appenninica	Rotalipora tichensis	Pleurostomella subbotinae	Rotalipora tichensis															<i>Marginulinopsis parallela</i> (Reuss)	<i>Heterohelix washitensis</i> (Tappan)		
			Mortoniceras inflatum	Rotalipora tichensis Rotalipora subticinensis Ticinella praeticinensis	Верстви з <i>Hedbergella infracretacea</i> <i>H. globigerinelloides</i>	Clavulina gaultina	Верстви з <i>Trochogenerina infracretacea</i> – <i>Hedbergella globigerinelloides</i>																<i>Globulina exerta</i> (Berthelin)	<i>Hedbergella aff. caspia</i> Vassilenko	
			Euhoplites lautus																					<i>Gyrodinoides nitidus</i> (Reuss)	<i>Hedbergella globigerinelloides</i> (Subb.)
		Середній	Euhoplites loricaus	Ticinella primula	Верстви з <i>Hedbergella planispira</i>	Gavelinella djaffarovi																		<i>Valvulineria parva</i> Khan	<i>Trochogenerina infracretacea</i> (Glaessn.)
			Hoplites dentatus			Conorbinopsis wassoewizi																		<i>Gavelinella cenomanica</i> (Brotz.)	<i>Planomalina buxtoni</i> Gand.
			Douvileicerias mammillatum			Haplophragmoides rosaceus																		<i>Lingulogavelinella zoratensis</i> (Mjatl.)	<i>Praeglobotuncana delinoensis</i> (Plumm.)
	Апський	Верхній	Leymeriella tardefurcata	Hedbergella planispira	Ticinella roberti	Epistomina spinulifera																	<i>Hedbergella portdownensis</i> (Will.-Mitch.)	<i>Rotalipora appenninica</i> (Renz)	
			Hypacanthoplites jacobi	Ticinella bejaouaensis	Planomalina chenourensis	Gavelinella intermedia	Верстви з <i>Hedbergella trocoidea</i>																	<i>Marginulina linearis</i> Reuss	<i>Gavelinella sagizensis</i> (Mjatluk)
			Nolaniceras nolani	Hedbergella gorbachikae	<i>P. chenourensis</i> Hedbergella trocoidea G. algerianus G. ferreolensis L. protuberans	Saracenaria spinosa Rosalina dampelae																		<i>Gavelinella djaffarovi</i> (Agalarova)	<i>Lamarckina lampughii</i> (Shetock)
		Середній	Parahoplites melchioris																					<i>Valvulineria gracillima</i> ten Dam	<i>Gyrodinoides infracretaceus</i> (Morozova)
			Epicheloniceras subnodosocostatum																					<i>Lenticulina gaultina</i> (Berthelin)	<i>Lenticulina sp.</i>
			Dufrenoyia furcata	Leupoldina cabri	Blowiella blowi Hedbergella bolli	Gavelinella infracoplanata																		<i>Lagenammia distributa</i> (Mjatluk)	<i>Marginulina inaequalis</i> Reuss
	Нижній	Верхній	Paradeshayesites deshayesi																				<i>Lingulina loryi</i> (Berthelin)	<i>Saracenaria sp.</i>	
			Paradeshayesites weissi																				<i>Tristix acutangulum</i> (Reuss)	<i>Gavelinella biinvoluta</i> (Mjatluk)	
			Paradeshayesites oganlensis																					<i>Lenticulina busatchensis</i> Vassilenko	<i>Gavelinella hostaensis</i> (Morozova)
		Середній	Colchidites sarasini	Globigerinelloides blowi	Верстви з <i>Globuligerina tardita</i> — <i>Clavihedbergella primare</i>	Gavelinella baremiana	Верстви з <i>Favusella tardita</i> — <i>Blefuscuana primare</i>																	<i>Lenticulina diademata</i> (Berthelin)	<i>Hedbergella praetrocoidea</i>
			Imerites giraudi																					<i>Palmula kasachstanica</i> Alekseeva	<i>Kretschmar et Gorbachik</i>
			Hemihoplites feraudianus																						<i>Saccamina aptica</i> Samysch.
Нижній	Gerardia sartousiana																					<i>Lenticulinella schutskajae</i> (Samysch. et Said.)	<i>Psilocharella sp.</i>		
	Ancyloceras vandenheckii																						<i>Saracenaria cretacea</i> Gorb.	<i>Astacolus tricarinelia</i> (Reuss)	
	Coronites darsi																						<i>Mironovella juliae</i> (Mjatl.)	<i>Hoeglundina aptiensis</i> (Mjatl.)	
Горівецький	Верхній	Kotetishvillia compressissima	Hedbergella simiis	Верстви з <i>Clavihedbergella sigali</i> — <i>Clavihedbergella tuschepsensis</i>	Conorotalites bartensteini	Верстви з <i>Hedbergella sigali</i> — <i>Hedbergella tuschepsensis</i>																<i>Conorotalites bartensteini aptiensis</i> Bett.	<i>Lenticulina gaultina</i> (Berth.)		
		Nicklesia pulchella																					<i>Conorotalites bartensteini intercedens</i> Bett.	<i>Lenticulina gaultina</i> (Berth.)	
		Kotetishvillia nicklesi																					<i>Gavelinella baremiana</i> (Bett.)	<i>Gavelinella infracoplanata</i> (Mjatl.)	
	Середній	Taveraidiscus hugii																					<i>Hedbergella globulifera</i> (Kretsch. et Gorb.)		
		Pseudothurmannia ohmi																						<i>Marginulina zaspelovae</i> Romanova subsp. <i>nordcaspiensis</i> Mjatl.	
		Balearites balearis																						<i>Marginulina striato-costata</i> (Reuss)	
Нижній	Plesiospiditiscus ligatus																						<i>Marginulinella pyramidalis</i> (Koch)		
	Subsavnella sayni																						<i>Marginulinopsis gracilissima</i> (Reuss)		
	Lyticoceras nosoplicatum																						<i>Planularia madagascariensis</i> Espit. et Sigal		
Нижній	Crioceratites loryi																						<i>Lenticulina nimbfera</i> (Espit. et Sigal)		
	Acanthodiscus radiatus																						<i>Lenticulina kuegleri</i> Bart., Bett. et Bolli		
																							<i>Astacolus tricarinelia</i> (Reuss)		
																							<i>Conorotalites bartensteini intercedens</i> Bett.		
																							<i>Dorothia subtrochus</i> (Bart.)		
																							<i>Marginulinopsis parallela</i> (Reuss)		
																							<i>Lenticulina subgaultina</i> Bart.		
																							<i>Marginulinopsis sigali</i> Bart., Bett. et Bolli		
																							<i>Lenticulina turgidula</i> (Reuss)		
																							<i>Vaginulina kochii</i> Roem		
																							<i>Lenticulina delinoensis</i> (Plumm.)		
																							<i>Lenticulina akmetchetica</i> Mjatl.		
																							<i>Lenticulina guttata guttata</i> (Dam)		
																							<i>Citharina nudocostata</i> Bart. et Brand		

Рис. Схема біостратиграфічного розчленування нижньокрейдових відкладів Рівнинного Криму за форамініферами, зіставлена з регіональними біопідрозділами Півдня колишнього СРСР (1986, 1991 а, б) і хроностратиграфічними підрозділами ЗСШ (GTS, 2004)

**ГЕРБАРИЙ ПРОФЕССОРА ТАДЕУША СУЛЬМЫ КАК ИСТОЧНИК ЗНАНИЙ
О ЛИШАЙНИКАХ ЧИВЧИНО-ГРИНЯВСКИХ ГОР
(HERBARIUM OF PROFESSOR TADEUSH SULMA AS A KNOWLEDGES
SOURCE ABOUT THE LICHENS OF CHYVCHYNO-GRYNYAVSKY
MOUNTAINS)**

Fałtynowicz Wiesław

Institute of Plant Biology, University of Wrocław, Wrocław,

e-mail: wf@biol.uni.wroc.pl

В 1933-1936 годах группа польских ботаников Ягеллонского университета (г. Краков) под руководством профессора Богумила Павловского проводила исследования в Черногоре и Чивчино-Гринявских горах. Результатом проведенных исследований было множество научных публикаций, которые появились после второй мировой войны (Pawłowski 1948, Środoń 1948, Pawłowski, Walas 1949), в том числе и три лишенологические работы, посвященные изучению лишайников Черногоры [12-14]. Очень богатый гербарий лишайников собран профессором Тадеушем Сульмой в конце двадцатого века. Эти сборы были высоко оценены польскими лишенологами и большая часть материалов была опубликована [1-7, 9-11, 16]. Гербарные материалы хранятся в UGDA. В вышеупомянутых публикациях польских лишенологов перечислено свыше 300 видов лишайников, распространенных в Украинских Карпатах, преимущественно в Чивчино-Гринявских горах. Среди них зарегистрированы новые виды для Украинских Карпат и Чивчино-Гринявских гор, например, *Alectoria nigricans*, *Cladonia turgida*, *Collema cristatum*, *Ochrolechia tartarea*, *Toninia sedifolia* и *Umbilicaria proboscidea*. К сожалению, эти материалы, в основном, не цитируются в списке лишайников Восточных Карпат [8].

Литература

1. Bystrek J., Sulma T. Nouvelle esprce de lichen dans les Monts Czywczyńskie // Ann. UMCS, C. – 1983. – 38, № 4.– С. 37-39.
2. Bystrek J., Sulma T. *Bryopogon intricans* (Vain.) Bystr. (Lichenes, Usneaceae) w Karpatach // Fragm. Flor. Geobot. – 1984.– 28, № 3.– С. 399-401.
3. Bystrek J., Sulma T. *Bryopogon tortuosus* (Merr.) Gyeln. (Lichenes, Usneaceae) w Górach Czywczyńskich (Karpaty Wschodnie) // Fragm. Flor. Geobot. – 1984. – 28, № 3.– С. 417-418.
4. Bystrek J., Sulma T. Materiały do flory porostów Karpat. I. Gatunki rodzaju *Bryoria* Brodo et Hawksw. w Górach Czywczyńskich (Karpaty Wschodnie, ZSRR) // Ann. UMCS, C. – 1984. – 39, № 3.– С. 19-27.
5. Bystrek J., Sulma T. Materiały do flory porostów Karpat. Epifityczna flora porostów w Gorganach centralnych (Karpaty ukraińskie, ZSRR) // Ann. UMCS, C. – 1986. – 41, № 2. – С. 21-32.
6. Bystrek J., Sulma T. *Usnea maxima* Mot., nowy dla Karpat gatunek porostu // Fragm. Flor. Geobot. – 1989. – 34, № 1-2. – С. 169-170.
7. Fałtynowicz W., Sulma T. Materials to the flora of lichenized Ascomycotina of the Czywczyn Mts. (Eastern Carpathians, Ukraine). Part II. // Herzogia. – 1994. – 10. – С. 93-98.
8. Kondratyuk S.Ya., Popova L.P., Lackovicova A., Pišut I. A Catalogue of Eastern Carpathians Lichens. – М.Н. Kholodny Institute of Botany National Academy of Sciences of Ukraine, Institute of Botany Slovak Academy of Sciences, Kiev-Bratislava, 2003. – 263 pp.

9. Kukwa M. Contribution to the flora of lichenized Ascomycotina of the Czywczyn Mts. (Eastern Carpathians, Ukraine) IV. *Lobaria*, allied genera and their lichenicolous fungi // *Herzogia*. – 2002. – 15. – C. 51-55.
10. Kukwa M., Zwolicki A. Contribution to the flora of lichenized Ascomycotina of the Czywczyn Mts. (Eastern Carpathians, Ukraine) V. *Cladina*, *Cladonia* and their lichenicolous fungi // Arctic-alpine flora. Protection of Lichens: first Russian Lichenological School and International Symposium of Young Lichenologists Apatity, 2000: program and abstracts. – Apatity, Russia, 2000.
11. Miądlkowska J. Contribution to the flora of lichenized *Ascomycotina* of the Czywczyn Mts. (Eastern Carpathians, Ukraine) III. *Peltigera* and peltigericolous fungi // *Herzogia*. – 1996. – 12. – C. 129-132.
12. Sulma T. Kosodrzewina i jej zespoły w Gorganach // *Acta Soc. Bot. Pol.* – 1933. – 6, № 2. – C. 105-137.
13. Sulma T. Materiały do flory porostów Czarnohory // *Kosmos*. – 1933. – 57, № 1-4. – C. 19-38.
14. Sulma T. Über die Verbreitung einiger ozeanischer und anderer Flechten in Polen und Rumänien // *Acta Soc. Bot. Pol.* – 1938. – 15, № 2. – C. 205-226.
15. Sulma T., Fałtynowicz W. Materiały do flory porostów Gór Czywczyńskich (Karpaty Wschodnie). Cz. I. Parmeliaceae // *Fragm. Flor. Geobot.* – 1988. – 34, № 1-2. – C. 191-200.
16. Zalewska A. *Collemataceae* collected by Professor Tadeusz Sulma in the Czywczyn Mts. (Eastern Carpathians, Ukraine) in the years 1933–1936 // Lobarion lichens as indicators of the primeval forests of the Eastern Carpathians: Darwin International Workshop, Kostrino, Ukraine, 25–30 May 1998: book of abstracts. – Phytosociocentre, Kiev, 1998. – C. 165–166.

**ХОРОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ
ЖУЖЕЛИЦ ЗАПОВЕДНИКА «АСКАНИЯ-НОВА»
(CHOROLOGICAL STRUCTURE AND GEOGRAPHIC COMPLEXES OF THE
GROUND-BEETLES OF “ASKANIA-NOVA” RESERVE)**

Хоменко В.М.

Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, г. Киев

e-mail: xomenko@izan.kiev.ua

В настоящее время исследования хорологической структуры приобретает особую актуальность в связи с усилением антропогенного пресса на природную среду. Современный ареал, как пространство земной поверхности, в пределах которого встречается тот или иной вид, является результатом исторического развития последнего [18], где происходят процессы филогенеза, филоценогенеза и фауногенеза [15, 20]. Как известно, в центре ареала находится область постоянного распространения и встречаемости вида, где рождаемость популяции выше смертности; к периферии находится область незначительного распространения его, где рождаемость примерно равна смертности; у границ же смертность значительно выше рождаемости и популяция возобновляется за счет миграций [2]. Существуют, однако, виды, которые у границ ареала бывают более многочисленными, если они еще не заняли всей доступной им территории [1].

Отправной точкой в биогеографии можно назвать биогеографический (зоогеографический, ботаникогеографический) элемент. Это понятие предложено С.И. Медведевым [8]. «Биогеографический элемент» представляет собой эколого-географическую характеристику вида. Виды со сходными ареалами Н.А. Теленга [17] объединил в группы и комплексы. В дальнейшем выделение групп и комплексов модифицировалось разными авторами. На Украине большое внимание этому вопросу уделял А.А. Петрусенко [9–14].

Заповедный комплекс "Аскания–Нова" расположен в Восточноевропейской провинции Евразийской степной подобласти на территории Древнего Средиземья. Биогеографическая терминология приведена по работам Семенова–Тян–Шанского [16], Медведева [7], Крыжановского [4–6], Петрусенко [10–12]. За основу взята схема биогеографического районирования Палеарктики, предложенная А.А. Петрусенко [12].

По типам ареалов исследуемых жуужелиц можно отнести к 11 зоогеографическим комплексам, объединяющих 26 групп. Предварительные сведения о видовом составе жуужелиц заповедника «Аскания-Нова» приведены ранее [19]. В настоящее время список жуужелиц насчитывает с учетом номенклатурных изменений 233 вида из 60 родов. В настоящее время существует несколько концепций биогеографического деления Голарктики и Палеарктики [3, 5, 6, 12]. Поэтому имеет смысл очертить границы выделяемых в данной работе зоогеографических комплексов и групп.

1. Голарктический комплекс (19 видов, 8,15%). Виды, распространенные в Палеарктическом и Неоарктическом доминионах Голарктики: *Blethisa multipunctata* L., *Elaphrus riparius* L., *Clivina fossor* L., *Dyschiriodes aeneus* Dej., *Bembidion assimile* Gyll., *B. properans* Steph., *B. quadrimaculatum* L., *Pterostichus strenuus* Pz., *Calathus melanocephalus* L., *Agonum thoreyi* Dej., *Amara apricaria* Pk., *Anisodactylus binotatus* F., *Acupalpus meridianus* L., *Pseudoophonus rufipes* Deg., *Harpalus fuscipalpis* Sturm, *Badister bullatus* Schrnk. и др. Все виды этого комплекса встречаются в дендропарке «Аскания-Нова». В степи отмечено 8 видов, а в агроценозах буферной зоны и в подах по 10.

а) голарктическая полизональная группа (**ГОП**, 17 видов) – виды, ареалы которых занимают несколько биогеографических областей Палеарктики (Евро-Сибирскую, Древнесредиземноморскую и др.) и Неоарктики (Канадскую, Сонорскую и др.).

б) голарктическая бореальная группа (**ГОб**, 2 вида) – виды, распространенные в полосе хвойных (таежных), реже широколиственных лесов Голарктики.

2. Транспалеарктический комплекс (54 вида, 23,18%). Ареалы этих видов обычно охватывают пространства Евразии от Атлантики до Тихого океана: *Cicindela campestris* L., *Calosoma investigator* Ill., *Dyschiriodes globosus* Hbst., *Broscus cephalotes* L., *Trechus quadristriatus* Schrnk., *Asaphidion flavipes* L., *Bembidion articulatum* Pz., *B. varium* Ol., *Pogonus iridipennis* Nic., *Poecilus sericeus* F.-W., *P. versicolor* Sturm, *Pterostichus gracilis* Dej., *P. melanarius* Ill., *Calathus halensis* Schall., *Agonum dolens* C.Sahlb., *A. duftschmidi* J.Schm., *Anchomenus dorsalis* Pont., *Amara aenea* Deg., *A. familiaris* Duft., *Curtonotus convexiusculus* Marsh., *Anisodactylus signatus* Pz., *Pseudoophonus calceatus* Duft., *Harpalus affinis* Schrnk., *H. anxius* Duft., *H. distinguendus* Duft., *Chlaenius spoliatus* Rossi, *Ch. tristis* Schall., *Licinus depressus* Pk., *Lebia cruxminor* L., *Microlestes fissuralis* Reitt., *M. minutulus* Gz., *Syntomus pallipes* Dej. и др. Виды данного комплекса отмечены в основном в дендропарке (48 видов), вдвое меньше их в степи (27 в.) и агроценозах (26 в.).

а) транспалеарктическая полизональная группа (**ТПП**, 32 вида) – виды, распространенные в различных областях Палеарктики (Евро-Сибирской, Древнесредиземноморской и др.).

б) транспалеарктическая неморальная группа (**ТПН**, 11 видов) – виды, распространенные в Неморальной (с широколиственными лесами) реже Бореальной подобластях Европейско-Сибирской области.

в) транспалеарктическая южная группа (**ТПЮ**, 11 видов) – виды, распространенные в пределах области Древнего Средиземья и Восточноазиатской области.

3. Западнопалеарктический комплекс (29 видов, 12,45%). Виды, ареалы которых занимают западную часть Палеарктики от Европы и Средиземья до Западной Сибири и Средней Азии включительно: *Cicindela germanica* L., *Omophron limbatum* F., *Tachys bistriatus* Duft., *Bembidion tenellum* Er., *Pogonus luridipennis* Germ., *Poecilus cupreus* L., *Agonum lugens* Duft., *Amara bifrons* Gyll., *A. chaudiroidi* Pz., *Zabrus tenebrioides* Gz., *Stenolophus discophorus* F.-W., *Acupalpus parvulus* Sturm, *Harpalus servus* Duft., *H. tenebrosus* Dej., *Ophonus cordatus* Duft., *O. rufibarbis* F., *Chlaenius vestitus* Pk., *Masoreus wetterhalli* Gyll., *Lebia cyanocephala* L., *Microlestes maurus* Sturm, *Syntomus obscuroguttatus* Duft., *Cymindis miliaris* F., *Polystichus connexus* Fourc., *Brachinus crepitans* L. и др. В основном встречаются в дендропарке (24 вида), несколько меньше их в степи (17 в.) и поде (13 в.).

а) западнопалеарктическая полизональная группа (**ЗПП**) – виды, распространенные в различных областях западной части Палеарктики. Могут заходить на территорию Восточной Сибири (у западных границ).

4. Европейско-Сибирский комплекс (ЕСБ), 14 видов, 6,01%). Ареалы этих видов охватывают территорию Европейско-Сибирской области главным образом Бореальную и Неморальную подобласти, часто не заходя далее Восточной Сибири: *Bembidion dentellum* Thunb., *B. minimum* F., *Pterostichus anthracinus* Ill., *P. longicollis* Duft., *P. macer* Marsh., *P. ovoideus* Sturm, *Agonum muelleri* Hbst., *Amara consularis* Duft., *A. infima* Duft., *Acupalpus exiguus* Dej., *Anthracus consputus* Duft., *Harpalus pumilus* Sturm, *Ophonus puncticollis* Pk., *Panagaeus cruxmajor* L. Эти виды встречаются главным образом в дендропарке (11 видов).

5. Европейский комплекс (11 видов, 4,72%). Виды, распространенные преимущественно в зоне широколиственных и смешанных лесов Европы: *Bembidion inoptatum* Schaum, *Pterostichus taksonyis* Csiki, *Agonum emarginatum* Gyll., *Bradycellus harpalinus* Serv., *Harpalus autumnalis* Duft., *H. flavescens* Pill. et Mitt., *H. picipennis* Duft., *Ophonus rupicola* Sturm, *Badister peltatus* Pz., *Dromius quadrimaculatus* L., *Cymindis humeralis* Fourc. Большая часть видов отмечена в дендропарке (7 видов). В степи зарегистрировано 4 вида, а в поду 3.

а) общеевропейская группа (**ЕВО**, 10 видов) – виды, ареалы которых охватывают всю Европу (часто кроме крайнего севера) и локально соседние районы Средиземья, Степной подобласти и др.

б) средневропейская группа (**ЕВС**, 1 вид) – виды, встречающиеся в основном в Средней Европе, изредка в некоторых прилегающих районах Северного Средиземья.

6. Европейско-средиземноморский комплекс (22 вида, 9,44%). К видам этого комплекса принадлежат жужелицы *Calosoma auropunctatum* Hbst., *Dyschiriodes chalceus* Er., *Calathus ambiguus* Pk., *Sphodrus leucophthalmus* L., *Amara anthobia* Villa, *A. lucida* Duft., *Acupalpus elegans* Dej., *A. suturalis* Dej., *Harpalus flavicornis* Dej., *H. rufipalpis* Sturm, *Ophonus azureus* F., *O. puncticeps* Steph., *O. stictus* Steph., *Chlaenius nitidulus* Schrnk., *Paradromius linearis* Ol., *Cymindis axillaris* F. и др. Виды этого комплекса встречаются в основном в дендропарке (18 видов), несколько меньше в степи (14 в.) и агроценозах (11 в.).

а) европейско-средиземноморская группа (**ЕСР**, 12 видов) – виды, встречающиеся в современном Средиземье и в европейской части Неморальной подобласти Европейско-Сибирской области.

б) европейско-средиземноморско-туранская группа (**ЕСТ**, 6 видов) – виды, ареалы которых кроме Европы и Средиземья также широко распространены в Ирано-Туранской провинции Сахаро-Гобийской пустынной подобласти.

в) европейско-средиземноморско-центральноазиатская группа (**ЕСЦ**, 4 вида) – виды, встречающиеся в современном Средиземье, в европейской части Неморальной подобласти Европейско-Сибирской области, а также Ирано-Туранской и Центральноазиатской провинциях Сахаро-Гобийской пустынной подобласти.

7. К средиземноморскому комплексу (42 вида, 18,03%) принадлежат жужелицы *Cicindela littoralis* F., *Clivina ypsilon* Dej., *Dyschiriodes cylindricus* Dej., *D. importunus* Schaum, *D. luticola* Chd., *Tachys scutellaris* Steph., *Ocys pseudopaphius* Reitt., *Bembidion ephippium* Marsh., *Pogonus litoralis* Duft., *Pogonistes convexicollis* Chd., *P. rufoaeneus* Dej., *Poecilus puncticollis* Dej., *Pterostichus elongatus* Duft., *Agonum menetriesii* Fald., *Anisodactylus poeciloides* Steph., *Stenolophus proximus* Dej., *Daptus vattatus* F.-W., *Parophonus planicollis* Dej., *Harpalus fuscicornis* Men., *H. oblitus* Dej., *H. pygmaeus* Dej., *H. saxicola* Dej., *Acinopus ammophilus* Dej., *A. laevigatus* Men., *Ophonus cribricollis* Dej., *O. similis* Dej., *O. subquadratus* Dej., *Carterus angustipennis* Chd., *Ditomus calydonius* Rossi, *Dixus eremita* Dej., *Amblystomus metallescens* Dej., *Epomis dejeani* Dej., *Lebia scapularis* Fourc., *Microlestes negrita* Woll., *Brachinus brevicollis* Motsch., *B. elegans* Chd., *B. psophia* Serv. и др. В дендропарке отмечено 27, в степи 19 видов, а в агроценозах и поде – по 9 видов.

а) древнесредиземноморская (тетийская) группа (**СРД**, 6 видов) – виды, ареалы которых охватывают территорию современного Средиземья, Среднюю и Центральную Азию и часто прилегающие районы, т.е. всю область Древнего Средиземья.

б) средиземноморско-туранская группа (**СРТ**, 13 видов) – виды, ареалы которых охватывают территорию современного Средиземья, а также Ирано-Туранскую провинцию Сахаро-Гобийской подобласти.

в) общесредиземноморская группа (**СРО**, 9 видов) – виды, распространенные, как правило, вдоль побережий Средиземного, Черного, реже Азовского и Каспийского морей. Некоторые виды могут указываться еще для атлантического побережья Европы.

г) северносредиземноморская группа (**СРС**, 5 видов) – виды, ареалы которых занимают Западное и Восточное Средиземье (северное побережье Средиземного, берега Черного, Азовского, реже Каспийского морей) и прилегающие территории.

д) западноредиземноморская группа (**СРЗ**, 1 вид) – виды, ареалы которых охватывают северное побережье Средиземного моря с запада на восток до Балканского п-ова, т.е. территорию Западного Средиземья и прилегающие районы.

е) восточноредиземноморская группа (**СРВ**, 7 видов) – виды, ареалы которых охватывают, в целом, Балканский п-ов, Малую Азию, Крым, Кавказ, реже отдельные районы Средней Азии, т.е. территорию Восточного Средиземья и прилегающие районы.

ж) группа средиземноморских украинских субэндемиков (**СРН**, 1 вид).

8. Средиземноморско-степной комплекс (10 видов, 4,29%) представляли жужелицы *Dyschiriodes rufipes* Dej., *Pogonus meridionalis* Dej., *P. reticulatus* Schaum, *Harpalus albanicus* Reitt., *H. angulatus* Pz., *H. cephalotes* Fairm., *H. saxicola* Dej., *Lebia trimaculata* Villers, *Cymindis lineata* Quens., *C. scapularis* Schaum. Преимущественно встречаются в степи (8 видов) и агроценозах (5 в.).

а) средиземноморско-понтийская группа (**СРП**, 2 вида) – виды, обитающие в целом в Паннонской и Понтийской провинциях Евразийской степной подобласти и различных провинциях Средиземноморской подобласти области Древнего Средиземья.

б) средиземноморско-скифская группа (**СРК**, 8 видов) – виды, встречающиеся практически во всех провинциях Евразийской степной подобласти и различных провинциях Средиземноморской подобласти области Древнего Средиземья.

9. Евразийский степной (скифский) комплекс (22 вида, 9,44%). Виды, распространенные по всей или в отдельных районах Евразийской степной зоогеографической подобласти области Древнего Средиземья: *Notiophilus laticollis* Chd., *Calosoma denticolle* Gebl., *Carabus bessarabicus* F.-W., *C. hungaricus* F., *Poecilus crenuliger* Chd., *P. punctulatus* Schall., *Pterostichus chamaeleon* Motsch., *Taphoxenus gigas* F.-W., *Amara crenata* Dej., *A. pastica* Dej., *A. taurica* Motsch., *Zabrus spinipes* F., *Harpalus akinini* Tschitsh., *H. calathoides* Motsch., *H. hirtipes* Pz., *Microderes brachypus* Stev., *Ophonus convexicollis* Men., *O. minimus* Motsch., *Licinus cassideus* F., *Cymindis cylindrica* Motsch., *C. kiritschenkoi* Em. et Kr., *C. lateralis* F.-W. В общем, эти виды локализуются в степи (20 видов). В дендропарке отмечено 12 и в агроценозах - 8 видов.

а) общестепная группа (**СТО**, 14 видов) – виды, распространенные в Евразийской степной подобласти, охватывающей степи Средней Европы, Европейской части бывшего СССР, Средней и Центральной Азии, а также южной Сибири до Забайкалья, несколько заходя в зону широколиственных лесов и Северное Средиземье и др.

б) западнестепная (понтийская) группа (**СТЗ**, 5 видов) – виды, распространенные в степях Средней Европы (Венгерская «пушта», Паннонские степи Австрии, Румынии) и Европейской части бывшего СССР – в Среднеевропейской (Паннонской) и Восточноевропейской (Понтийской) провинциях Евразийской степной подобласти.

в) восточнестепная группа (**СТВ**, 3 вида) – ареалы этих видов находятся в основном в сухих степях, полупустынях и других ксероморфных стациях Казахстана, Средней и Центральной Азии, на востоке Европейской части России, иногда в южной Сибири.

10. Среднеазиатский (туранский) комплекс (САЗ, 8 видов, 3,43%). Виды, распространенные преимущественно в равнинной части Средней Азии и Казахстана, принадлежащих к Ирано-Туранской провинции Сахаро-Гобийской зоогеографической подобласти Древнего Средиземья: *Cicindela atrata* Pall., *Pogonus cumanus* Lutshn., *P. orientalis* Dej., *Amara saxicola* Zimm., *Curtonotus propinquus* Men., *Dicheirotichus ustulatus* Dej., *Harpalus steveni* Dej., *Brachinus bipustulatus* Quens. Спорадически встречаются в южной Сибири и на Украине. Преобладая в Средней Азии и частично в Центральной Азии обитают еще в Степной подобласти и Восточном Средиземье. В «Аскания-Нова» в основном зарегистрированы в дендропарке (6 видов) и степи (3 в.).

11. Палеотропический комплекс (ПТР) или южнопалеарктически-индомалайский представлен одним видом (0,43%) – *Zuphium testaceum* Klug, обнаруженного в степи. Это виды, арелы которых занимают обширные районы Эфиопской и Индомалайской областей Палеотропического доминиона [4], а в Палеарктике – Средиземье и Сахаро-Гобийскую подобласть. Могут быть распространены локально еще в Степной подобласти и Восточноазиатской зоогеографической области.

Соотношение географических комплексов жужелиц в различных ландшафтах биосферного заповедника «Аскания-Нова» показало, что везде доминируют виды транспалеарктического комплекса. Следующими по значимости в степи были виды евразийско-степного и средиземноморского комплексов; в агроценозах – европейско-средиземноморского, голарктического и средиземноморского; в подах – западнопалеарктического, голарктического и средиземноморского; в дендропарке – средиземноморского и западнопалеарктического.

Таким образом, в заповеднике «Аскания-Нова» обитают представители жужелиц различных зоогеографических комплексов. Такая гетерогенность обусловлена, прежде всего, положением заповедника, где велико влияние, прежде всего, фаунистических комплексов Древнесредиземноморской, а затем уже Евро-Сибирской и Туранской областей Палеарктики. Наиболее хорошо представлены аборигенные виды и виды с широкими ареалами – транспалеарктические, средиземноморские, несколько меньше западнопалеарктические, европейско-средиземноморские и евразийско-степные.

В степной зоне Украины площади занятые естественными биотопами сохранились лишь на неудобьях и в заповедниках или заказниках. Увеличиваются рекреационные нагрузки на биоценозы, особую остроту приобретает проблема внедрения видов-вселенцев в зональные фаунистические комплексы, связанная как с глобальными изменениями климата, так и с антропогенным изменением окружающих ландшафтов. Без учета особенностей распространения животных, динамики численности и ареалов отдельных видов невозможно планировать создание новых заповедных территорий, разрабатывать и выделять экологические коридоры и т.п. Факторами, определяющими хорологическую структуру популяций, могут быть неоднородность пространственного распределения кормовых ресурсов, видовые особенности питания, структура населенных биотопов (характер растительного покрова, подстилки, почвы) и степень привязанности к ним, характер использования животными ресурса, изменяющееся пространственное распределение особей, миграции, сезонная и суточная активность, биология размножения. Структура сообществ определяется структурой популяций входящих туда видов. Фоновые группы и виды в свою очередь обуславливают динамику сообщества. По сравнению с аборигенной в антропогенно трансформированной фауне искажаются соотношения между хорологическими (географическими) группами.

Литература

1. Арнольди К.В. О теории ареала в связи с экологией и происхождением видовых популяций // Зоол. журн.– 1957.– **36**, вып.11.– С. 1609–1629.
2. Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв.– М.: Наука, 1965.– 278 с.
3. Емельянов А.Ф. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов // Энтومол. обозр.– 1974.– **53**, вып. 3.– С. 497-522.
4. Крыжановский О.Л. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии.– М.-Л.: Наука, 1965.– 419 с.
5. Крыжановский О.Л. Жесткокрылые. Жуки подотряда Aderhaga: семейства Rhysodidae, Trachyrachidae; семейство Carabidae (вводная часть, обзор фауны СССР).– Л.: Наука, 1983.– 341 с.– (Фауна СССР. Т. 1. Вып. 2. Нов. Серия № 128).
6. Крыжановский О.Л. Состав и распространение энтомофаун Земли.– М.: КМК, 2002.– 237 с.
7. Медведев С.И. Опыт эколого-зоогеографического районирования Украины на основе изучения энтомофауны // Тр. Ин-та биологии и ХГУ.– 1957а.– Т.27.– С. 5–26.
8. Медведев С.И. О происхождении фауны Крыма на основании изучения насекомых // Энтومол. обозрение.– 1960.– **39**, № 1.– С. 34–51.
9. Медведев С.И., Мищенко А.А., Петрусенко А.А. Эколого-зоогеографический обзор жужелиц боров Северо-востока Украины // VII Всесоюз. зоогеогр. конф.: Тез. докл.– М.,1979.– С. 51–54.
10. Петрусенко А.А. Эколого-зоогеографический анализ жужелиц лесостепной и степной зон Украины. Автореф. дисс... канд. биолог. наук.– Киев, 1971.– 25 с.
11. Петрусенко А.А. К истории формирования карабидофауны равнинной Украины // Природная обстановка и фауны прошлого.– Киев: Наук. думка, 1974.– Вып.8.– С. 79–87.
12. Петрусенко А.А. К биогеографическому делению Палеарктики // Природная обстановка и фауны прошлого.– Киев: Наукова думка, 1975.– Вып.9.– С. 101–108.
13. Петрусенко А.А., Петрусенко С.В. Средиземноморские элементы в фауне жужелиц Украины // Вестн. зоологии.– 1968.– № 6.– С. 47–52.
14. Петрусенко О.А., Петрусенко С.В. Середньоазіатські та палеотропічні елементи у фауні жужелиць України // Зб. праць Зоолог. музею.– 1973.– № 35.– С. 11–13.
15. Радченко А.Г. Зональные и зоогеографические особенности мирмекофауны (Hymenoptera, Formicidae) Украины // Природничий альманах. Серія: Біологічні науки.– Херсон, 2008.– Вип. 10.– С. 122–138.
16. Семенов-Тянь-Шанский А. Пределы и зоогеографические подразделения палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых.– М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1936.– 15 с.
17. Теленга Н.А. Происхождение и эволюция паразитизма у насекомых-наездников и формирование их фауны в СССР.– Киев: Изд-во АН УССР, 1952.– 139 с.
18. Толмачев А.И. Основы учения об ареалах.– Л.: Изд-во ЛГУ, 1962.– 180 с.
19. Хоменко В.Н., Вакаренко Е.Г. Карабидофауна (Coleoptera, Caradae) заповідника «Асканія-Нова»: структура и тенденції змінення // Вестн.зоології.– 1993.– № 5.– С. 26–35.
20. Чернов Ю.И. Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ // Фауногенез и филоценогенез.– М.: Наука, 1984.– С. 5-23.

**РОЛЬ ТА ЗНАЧЕННЯ НАУКОВИХ ФОНДОВИХ КОЛЕКЦІЙ
НАЦІОНАЛЬНОГО НАУКОВО-ПРИРОДНИЧОГО МУЗЕЮ НАН УКРАЇНИ
ДЛЯ ДОСЛІДЖЕННЯ СУЧАСНОГО СТАНУ БІОРІЗНОМАНІТТЯ УКРАЇНИ
ТА СУМІЖНИХ ТЕРИТОРІЙ
(ROLE AND SIGNIFICANCE OF THE FOUND COLLECTIONS OF THE
NATIONAL MUSEUM OF NATURAL HISTORY NASU FOR STUDYING
THE CURRENT STATE OF BIODIVERSITY IN UKRAINE AND ADJACENT
TERRITORIES)**

Червоненко О.В., Ємельянов І.Г.

Національний науково-природничий музей НАН України, Київ
e-mail: nmnh@museumkiev.org

Не зважаючи на те, що ННПМ НАН України заснований лише 45 років тому, він є одним з найбільших та найбагатших природничих музеїв Європи, який внесено до світових музейних каталогів. Наукові фондові колекції ННПМ НАН України мають всесвітнє значення і складаються з палеонтологічної, зоологічної, ботанічної та геологічної збірок. З 1999 року наукові фондові та експозиційні колекції ННПМ НАН України визнані національним надбанням та мають підтримку держави.

Як відомо, історія музею — це історія різноманітних зібрань та колекцій. Формування фондів природничих матеріалів ННПМ НАН України розпочалося з об'єднання старовинних приватних природничих колекцій видатних вчених, діяльність яких була широко відома як світовій науковій спільноті, так і колекціонерам. Серед них були ак. М. Ф. Кащенко — перший директор зоологічного музею, О. Ф. Брандт, А. Кіндерман (його колекція павуків, датована 1846 р., є найстарішим зібранням в колекціях музею), В. Артоболевський, М. Воскобойников, М. Гроссгейм, проф. П. Шарлемань, проф. В. О. Караваєв, Г. Гохут та багато інших [4]. За весь період існування фонди музею об'єднали більше 400 колекцій, які складають основу сучасних наукових фондів, загальна чисельність яких на сьогодні сягає близько 2 млн. одиниць зберігання.

До найбільш визначних колекційних об'єктів ННПМ НАН України належать: колекція гіпаріонової фауни України, зокрема об'єкти, змонтовані за версією ак. І. Г. Підоплічка як житло людини пізнього палеоліту (Межиріцьке та Мезинське житла з кісток мамонта); скам'яніле дерево — сигілярія; єдина в Україні мінералогічна колекція “Естетика каменю”, 200-річне чучело зубра, колекції рідкісних комах та звірів Євразії, Африки, Нової Зеландії, Австралії, Південної Америки; унікальні об'ємні ботанічні об'єкти - рослини та рослинні угруповання.

Найбільшу цінність у фондових колекціях ННПМ НАН України становлять типові (еталонні) екземпляри тварин та рослин. Особливо цінні старі зразки, вік яких більше 100 років. Окрім того, що типові екземпляри дозволяють науковцям орієнтуватися та визначати види тварин і рослин, вони також є сховищем генетичної інформації, якою зможуть скористатися майбутні покоління.

Як не дивно, в фондосховищах ННПМ НАН України до цих пір знаходять старі колекції, які не були об'єктами публікації раніше і мають велике наукове та історичне значення. Нещодавно знайдена колекція Кранца, що налічує 23 об'єкти фітопалеонтологічної колекції, 29 відбитків фауни (риби, ракоподібні, комахи та черви, голкошкірі) та 189 зразків флори кам'яновугільного періоду, які були зібрані не пізніше 50-х років XIX сторіччя [1]. Декілька років тому також була знайдена частина колекції мурашок проф. В. О. Караваєва (кінець XIX ст.)

Старі колекції не втрачають свого наукового значення, оскільки вони можуть виступати як порівняльний науковий матеріал. Так, ще М. Неймар робить висновки

щодо палеокліматичних змін на певних територіях після аналізу їх флори [3]. Завдяки наявності у фондосховищах великої кількості природничих матеріалів — зразків тваринного і рослинного світу, науковці мають можливість досліджувати проблеми трансформації природних екосистем у просторі та часі, проводити роботи що до оцінки тенденцій природних змін, в тому числі в наслідок господарської діяльності людини. Такі колекційні зразки є єдиним матеріальним втіленням даних щодо навколишнього середовища певної території протягом певного терміну, які підлягають перевірці і, таким чином, є реальними носіями інформації з біорізноманіття. Наукові фонди ННПМ НАН України відзначаються одними з найбільших в Європі (а з деяких груп – і в світі) колекціями тварин, зібраними в різний час і на різних територіях. Це дозволяє проводити дослідження численних колекційних зразків в контексті їх часової (наявність-відсутність, чисельність в фауні України протягом останніх 100-150 років) та просторової (наявність-відсутність, чисельність в різних біотопах, ландшафтах та типах екосистем) мінливостей, а також інвентаризувати фауну та уточнювати систематичні списки окремих груп тварин України та суміжних територій. Особливо важливо, що такі списки можуть характеризувати як сучасний видовий склад цих тварин, так і часові зміни в фауні за великий період часу (найстаріші зразки датуються серединою-кінцем 18-го – початком 19-го сторіччя). Разом з тим, враховуючи те, що на етикетках колекційних зоологічних зразків надається інформація не тільки про час, а й про місце їх здобуття, така інформація дозволяє пов'язати існування певних видів (або угруповань) в різні часи з притаманними їм типами екосистем. Порівнюючи ці дві інформаційні складові можна розглядати ці угруповання в їх динаміці і виявляти загальні та специфічні напрямки розвитку фауни хребетних і окремих груп безхребетних України. Окрім того, такий аналіз дозволяє скласти списки інвазійних видів, а також зробити аналіз причин, способів і шляхів їх проникнення на територію України, з'ясувати наслідки їх появи і перспективи співіснування з аборигенними видами [2]. Вивчення наукових фондів дозволяє також дослідити мінливість зовнішніх морфологічних ознак представників одних і тих же видів, які існували в одних типах екосистем в різні часи (19-21 сторіччя).

Доведено, що достовірність таких досліджень напряму залежить від об'єму наукового колекційного фонду музею [5]. В цьому контексті доцільним є вивчення наукових фондів ННПМ НАН України, оскільки, зважаючи на їх великий об'єм, в залежності від поставленої задачі можливо отримати різноманітну інформацію.

В таблиці наведені відомості щодо кількості та загального стану фондів матеріалів ННПМ НАН України на 1 січня 2011 року.

Таблиця. “Наукові фонди та музейна експозиція Національного науково-природничого музею”

№ п/п	Назва фонду	Одиниця зберігання, кількість	Загальний стан
1	Геологічний фонд (мінералогічні та експозиційні колекції)	502300	Добрий
	Палеозоологічний фонд	680000	Добрий та задовільний
3	Порівняльна остеологічна колекція хребетних	3000	Добрий та задовільний
4	Колекція безхребетних тварин, в т.ч. Комахи (ендемичні –160 тис) Губки, корали, ракоподібні	311000 400000	Добрий Добрий

5	Колекція холоднокровних, в.т.ч. Риби Амфібії Рептилії	140359 31928 31496	Добрий Добрий Добрий
6	Колекція теплокровних тварин птахи, ссавці	44506 20700	Добрий Добрий
7	Колекція (гербарій) рослин	12100	Задовільний
8	Колекція різних зразків рослин	4800	Задовільний
	Експозиційний фонд	Понад 350 вітрин, 25 діарам	Стан добрий, окремі вітрини та діорами потребують реставрації

Таким чином, використання значного наукового матеріалу з фондів ННПМ НАН України дозволяє провести еколого-таксономічну оцінку окремих територій, в тому числі біота яких знаходиться в критичному стані, визначити систему еталонних видів-біоіндикаторів, які репрезентують біорізноманіття та визначити можливі чинники, під впливом яких порушується функціональна стійкість різних типів екосистем деяких природних зон України. За результатами таких досліджень можна також з'ясувати сучасний стан, просторову і часову організацію різноманіття в різних типах екосистем України та суміжних територій, оцінити фактори ризику стійкості цих екосистем, виявити можливості та специфіку використання показників різноманіття в оцінці стану навколишнього середовища і організації його моніторингу.

Література

1. Анфимова Г.В. Реликвии палеонтологического собрания Геологического музея: коллекции Кранца // Вісник Національного науково-природничого музею . - 2010. – №8. – С.157-163
2. Емельянов И.Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. – Киев, 1999. – 168 с.
3. Неймар М. История земли. В пер. проф. В.Улига. т. 2. – С-Пб., 1902. – 807 с.
4. Писанець Є. М. Зоологічні колекції України: значення, сучасний стан і перспективи розвитку // Природнична музеологія: теорія та практика. Матеріали Всеукраїнської науково-практичної конференції (Кам'янець-Подільський, 17-18 вересня 2009 р.) – Львів – Кам'янець-Подільський. – 2009. – с.9–17.
5. Писаненко А.Д. Зоологический музей БГУ. – Минск, 2010. – 88 с.

**ОСОБЕННОСТИ РАЗНООБРАЗИЯ ГЛУБОКОВОДНОЙ ФАУНЫ
МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ЖИВОТНЫХ МИРОВОГО ОКЕАНА
(PECULIARITIES OF DEEP-SEA FAUNA OF MICROSCOPIC ANIMALS IN THE
WORLD OCEAN)**

Чесунов А.В.

Кафедра зоологии беспозвоночных Биологического факультета Московского
государственного университета им. М.В. Ломоносова, г. Москва
e-mail: AVTchesunov@yandex.ru

Ложе Мирового океана (абиссаль) – самый обширный, одновременно, наименее известный, и самый ненарушенный биотоп на нашей планете. Краевой материковый шельф океана обрывается на глубину более или менее крутым материковым склоном, переходящим на глубине порядка 2000 м в ровное пологое ложе, на котором также есть масштабные неровности рельефа в виде подводных гор и океанских впадин. Глубоководье, область ниже шельфа, занимает 90% площади Мирового океана и ~60% поверхности Земли.

Условия жизни на ложе океана весьма специфичны и постоянны. Глубже 300 м не проникает солнечный свет, поэтому там нет фотосинтеза. Ниже 1000 м температура воды стабильно низкая (к примеру, на 3000 м, +1-2°C). Гидростатическое давление 300 атм (на 3000 м). Солёность океаническая (34,8‰). Содержание O₂ 5-6 мл/л (близко к насыщению). Придонные течения медленные, до 1 см/сек, <1 км/сутки. Скорость накопления донного осадка очень мала, от нескольких мм до нескольких см за 1000 лет. Грунт – мягкая глина или ил, силикатный или карбонатный. Содержание органического вещества в грунте крайне низкое, <0,1% в олиготрофных зонах, >0,5% в продуктивных зонах (для сравнения, на шельфе ≥5%).

Ложе Мирового океана – наименее изученный из крупномасштабных биотопов на Земле, что естественно, если принять во внимание технические трудности, большой расход времени и денежные затраты для его исследования. Изменение представлений о видовом богатстве и структуре населения абиссального дна началось в 1960-е годы, когда для промывки проб грунта впервые использовали сетки с ячейёй 0,4 мм вместо 1 мм, с последующей разборкой под стереомикроскопом [1]. Оказалось, что видовое разнообразие абиссальной фауны очень высоко, особенно по контрасту с низкой плотностью населения: в относительно небольших по объёму пробах обнаружены сотни мелких видов, из которых только несколько видов на пробу оказывались ранее известными. По сей день каждая новая проба из глубоководья приносит большое число новых видов, даже если это повтор из относительно хорошо известного места. Обычно 90-99% всех видов в пробе оказываются новыми для науки. Медленный и кропотливый процесс морфологического описания новых видов занимает годы.

Большое видовое обилие сочетается с низкой степенью доминирования и высокой степенью выровненности. В донном населении абиссали представлены те же таксономические группы, что на шельфе, но размеры видов резко уменьшены (отчего их не обнаруживали раньше). По результатам первых экстраполяций получалось, что на дне глубоководья Мирового океана имеется от 1 до 10 млн видов [2]. Высокое биоразнообразие абиссали, которое иногда сравнивают с видовым богатством коралловых рифов и дождевых тропических лесов, кажется парадоксальным на фоне такого монотонного и малопродуктивного биотопа как ложе океана. В абиссали нет очевидных предпосылок для поддержания высокого биоразнообразия – здесь круглый год практически постоянные условия, без смены дня и ночи, часто и без выраженной сезонности, ровный рельеф дна с очень слабо выраженными биогенными структурами (норами, холмиками и т.д.). Абиссаль - биологическая пустыня, где жизнь

поддерживается слабым дождём органического детрита от поверхности; до абиссального дна достигает только 1-3% первичной продукции эпипелагиали (освещённого слоя, где идёт фотосинтез), это примерно 1-10 г $C_{орг}/м^2/год$.

Мейофауна, совокупность микроскопических многоклеточных животных морского дна, начала изучаться совсем недавно. Точный подсчёт плотности населения мейофауны, которая задерживается на сите 42 мкм, стал возможным с применением пробоотборного снаряда мультикорера, введённого в практику в 1980-х годах. В мейофауне абиссали обнаружены почти все высокоранговые таксоны, представленные на шельфе. В то же время, только здесь обнаружены некоторые крайне своеобразные и ещё плохо изученные организмы, например, гигантские простейшие [3].

Модельной группой мейофауны можно считать свободноживущих нематод. В абиссали они составляют 85-96% всех микроскопических животных, их доля в мейофауне увеличивается с ростом глубины. Плотность населения нематод на ложе океана составляет $2 \times 10^4 - 2 \times 10^5$ особей/ $м^2$. Видовое богатство нематод только в глубоководье оценивалось в миллионы видов [4]. К настоящему моменту в глубоководье Мирового океана (>400 м) выявлено уже 638 валидных видов, относящихся к 175 родам и 44 семействам [5], это 16% всех известных видов морских нематод. Большинство глубоководных видов описаны из северной части Атлантического океана и Средиземного моря. Из описанных видов непропорционально большую долю составляют крупные представители семейств Desmoscolecidae, Comesomatodae, Sphaerolaimidae, Benthimermithidae, Leptosomatidae и Draconematidae, тогда как мелкие и трудно отличимые друг от друга виды Monhysteridae, Oхystominidae, Хyalidae, Chromadoridae и Microlaimidae изучены очень слабо, хотя именно они составляют большую часть нематодного сообщества глубоководья.

По таксономической структуре населения нематод и мейофауны можно выделить несколько главных биотопов и сообществ глубоководья.

Ложе океана (абиссаль). Примером может быть абиссальная равнина Ангольского бассейна в юго-восточной части Атлантического океана (глубина около 5500 м). Сообщество нематод (в 1340 особях выявлено 147 видов) характеризуется высоким разнообразием, высокой степенью выровненности и низкой степенью доминирования. Следующие черты отличают сообщество и облик абиссальных нематод от шельфовых: В составе сообщества крайне мала доля специализированных хищников. У большинства особей кишечник пустой. По размеру тела абиссальные нематоды гораздо меньше, чем шельфовые. Исчезающе мала доля видов со скульптурно сложной кутикулой и нет видов с длинными соматическими и головными щетинками. Мала доля видов с мощной арматурой ротовой полости. У большинства головной конец сужен, ротовая полость невооружённая и узкая или вообще отсутствует. У большинства особей амфиды (латеральные органы химического чувства) резко увеличены и расположены далеко от переднего конца. У большинства видов в матках зрелых самок содержится одно или два оплодотворённых яйца или матки пустые. Сообщество донных веслоногих рачков (Copepoda Harpacticoida) также характеризуется очень высоким разнообразием: в коллекции из 2155 взрослых особей идентифицировано 683 вида, из них только семь видов оказались известными, все остальные для науки [6].

Гидротермальные биотопы. Местами в глубоководной зоне, особенно в местах расхождения литосферных плит имеются мощные выходы грунтовой горячей воды, до 200-300°C. Эта вода обогащена восстановленными соединениями, в частности, сульфидами сероводородом). Эти соединения используются хемолитоавтотрофными бактериями в качестве источника энергии для синтеза органических веществ. На фоне окружающих олиготрофных равнин гидротермальные

биотопы характеризуются очень высокой биомассой; их продукция создаётся не за счёт органических частиц, поступающих сверху из подповерхностного фотосинтезирующего слоя, а за счёт хемосинтезирующих бактерий, значительная часть которых обитает в качестве симбионтов в телах вестиментифер, двустворчатых моллюсков и других крупных беспозвоночных. Другой формой такого рода биотопов являются места медленного высачивания метана или сероводорода, где придонная температура воды не так сильно повышена в сравнения с фоновой (сипинги). Мейофауна в гидротермальных биотопах и сипинговых биотопах может быть богата количественно, но её видовое разнообразие невысоко. Примером может быть серия из шести исследованных гидротермальных источников Срединно-Атлантического хребта на глубинах 800-4000 м. В сумме на всех шести источниках обнаружено всего 22 вида; индекс разнообразия Шеннона-Уивера $H' < 1,5$ (в сообществах шельфа H' обычно 3-4, на ложе океана H' 4-4.5). Помимо низкого разнообразия, фауна гидротермали резко отличается от окружающей абиссали преобладанием типично мелководных родов, крупными размерами видов, преобладанием родов с хорошо развитой ротовой арматурой, наличием проглоченного материала в кишке, наличием оплодотворённых яиц в матках у самок.

По-видимому, сходные восстановительные условия формируются в местах расположения крупных органических тел (например, трупов китов), разложение которых в условиях абиссали длится десятилетиями. Мейофауна и сукцессии её сообществ в таких временных биотопах пока совершенно не изучены.

Батиальные биотопы, очевидно, могут существенно отличаться от абиссальных. К ним относятся материковые склоны от шельфа к абиссали (собственно батиаля, глубины от 200 до 2000 м), склоны и вершины подводных гор. Конкретные батиальные биотопы сильно различаются между собой, но все они характеризуются сильными придонными течениями и соответственно более грубозернистыми осадками или твёрдыми грунтами. В поселениях глубоководных известковых кораллов преобладают своеобразные «шагающие» нематоды семейств *Draconematidae* и *Epsilonematidae*. В карбонатном органогенном песке на вершинах гор своеобразное население из панцирных (*Desmodoridae*, *Ceramonematidae*) и шагающих нематод, и своеобразных лорицифер.

Изучение разнообразия мейофауны ложа океана только начинается и, очевидно, будет продолжаться ещё много десятилетий. Практически ещё не начиналась работа по молекулярно-генетическому исследованию видов (баркодингу). Пока очень мало известно о протяжённости и типах видовых ареалов. Существующие оценки общего разнообразия мелких глубоководных организмов основаны на экстраполяции числа видов в отдельных немногих пробах (альфа разнообразие) и являются весьма приблизительными.

К настоящему времени ложе океана является единственным на планете крупномасштабным биотопом, практически не затронутым человеческой деятельностью. Однако существуют перспективные планы по экономическому освоению этого биотопа, например, как места дампинга опасных отходов или для добычи полиметаллических конкреций. Предварительно проведённые эксперименты по сукцессии донного населения нарушенных участков дна показывают крайне медленную скорость восстановления сообществ мейофауны.

Литература

1. Sanders H.L., Hessler R.R.. Ecology of the deep-sea benthos // Science. – 1969. – 163. – P.1419-1424.

2. Grassle J.F., Maciolek N.J. Deep-sea species richness: regional and local diversity estimates from quantitative bottom samples // *American Naturalist*. – 1992. – 139. – P.313-341.
3. Matz M.V., Frank T.M., Marshall N.J., Widder E.A., Johnsen S.J. Giant deep-sea protist produces bilaterian-like traces // *Current Biology*. – 2008. – doi:10.1016/j.cub.2008.10.028
4. Lamshead P.J.D. Recent developments in marine benthic biodiversity research // *Oceanis*. – 1993. – 19. – P.5-24.
5. Miljutin D.M., Gad G., Miljutina M.A., Mokievsky V.O., Fonseca-Genevois V., Esteves A.M. The state of knowledge on deep-sea nematode taxonomy: how many valid species are known down there? // *Marine Biodiversity*. – 2010. – doi:10.1007/s12526-010-0041-4.
6. Rose A., Setfried S., Willen E., George K.H., Veit-Kühler, Brühldick K., Drewes J., Moura G., Martínez Arbizu P., Schminke H.K. A method for comparing within-core alpha-diversity values from repeated Multicorer sampling, shown for abyssal Harpacticoida (Crustacea: Copepoda) from the Angola Basin // *Organisms, Diversity & Evolution*. – 2005. – 5. – P.3-17.

**ПОШИРЕННЯ ВИДІВ РОДУ *PULSATILLA* MILL. У ЗАХІДНОМУ ПОДІЛЛІ
(LOCATION OF THE SPECIES OF THE GENUS *PULSATILLA* MILL. IN
WESTERN PODILLIA)**

Чуй О. В.

Івано-Франківськ, Прикарпатський національний університет ім. Василя Стефаника
e-mail: 4yjolja@mail.ru

Важливою складовою збереження біологічного різноманіття є охорона рідкісних видів рослин, дослідження їх стану у конкретних місцезростаннях. Особливої уваги потребує дослідження видів, занесених до Червоної книги України [7], до яких належать представники роду *Pulsatilla* Mill.

Метою даної роботи було дослідження поширення, еколого-ценотичних особливостей та сучасного стану ценопопуляцій видів роду *Pulsatilla* Mill. на території Західного Поділля. Об'єктами дослідження були ценопопуляції *P. grandis*, *P. patens* та *P. pratensis*. Стаціонарні та напівстаціонарні дослідження здійснювали впродовж 2007- 2011 років. Геоботанічні описи здійснювали згідно загальноприйнятих методик [2]. Класифікацію рослинних угруповань проводили за домінантним принципом [5]. Назви видів приймалися за «Определителем высших растений Украины» [4].

На досліджуваній території рід *Pulsatilla* Mill. представлений трьома видами: *P. grandis* Wend., *P. patens* (L.) Mill. s. l. та *P. pratensis* (L.) Mill.

На території Рогатинського горбогір'я нами було виявлено 3 місцезростання видів роду *Pulsatilla* Mill.

Урочище «Великі Голди». Місцезростання *P. grandis* та *P. patens* приурочені до південно-західного схилу пагорба, приймають участь в угрупованнях *Brachypodium (pinnati) festucosum (valesiaca)*. Загальна площа ценопопуляції *P. grandis* складає близько 3 га, чисельність генеративних особин сягає 300 генеративних особин, щільність коливається від 2 до 13 особин на 1 м². Локалітет *P. patens* налічує до 100 генеративних особин, щільність від 1 до 10 особин на 1 м², загальна площа близько 1 га.

Ботанічна пам'ятка природи загальнодержавного значення «Чортова гора». Місцезростання *P. grandis* та *P. patens* приурочені до північно-західних та західних схилів пагорба, приймають участь в угрупованнях *Brachypodium (pinnati) festucosum (valesiaca)*. Ценопопуляція *P. patens* налічує понад 5 тис. особин, щільність коливається від 9 до 33 особин на 1 м². Ценопопуляція *P. grandis* налічує до 1000 генеративних особин, щільність коливається в межах від 2 до 15 особин на 1 м². Локалітет *P. pratensis* виявлено 2011 року на західному схилі пагорба, він складає 18 генеративних особин, щільність популяції від 1 до 4 особин на 1 м².

Урочище «Рашківець». Нами було виявлено 1 генеративну особину *P. grandis* на північно-західному схилі пагорба, вимирання ценопопуляцій найімовірніше відбувається внаслідок розорювання та заліснення території.

На території Галицького національного природного парку (Придністровське Поділля) нами було виявлено 10 місцезростань видів роду *Pulsatilla* Mill.

Урочище «Касова гора». Особини *P. grandis* та *P. patens* приймають участь в угрупованнях формацій *Cariceta humilis*, *Stipeta pulcherrimae*, *Stipeta capillatae*, *Brachypodieta pinnati*, *Festuceta valesiaca*. Місцезростання *P. grandis* приурочені до південно-західних та південних схилів пагорбів, площа близько 10 га, щільність популяції від 1 до 15 особин на 1 м². Особини *P. patens* зосереджені на вершинах та у верхніх частинах південно-західних схилів пагорбів, щільність ценопопуляції складає

2-12 особин на 1 м². Локалітет *P. pratensis* виявлено у верхній частині південно-західного схилу в угрупованні *Caricetum (humilis) salviosum (pratensis)*. Дана ценопопуляція не відзначається чисельністю, виявлено 8 генеративних та 4 віргінільні особини.

Урочище «Над ставами». Місцезростання *P. grandis* та *P. patens* приурочені до південно-західного та південного схилів пагорба з гіпсовими осипами. Види приймають участь в угрупованнях *Brachypodietum (pinnati) purum*, *Brachypodietum (pinnati) anthericosum (ramosi)*, особини *P. grandis* відмічено також в угрупованні *Elytrietum (intermediae) anthericosum (ramosi)*. Ценопопуляція *P. grandis* налічує близько 500 генеративних особин, щільність коливається в межах від 2 до 26 особин на 1 м². Локалітет *P. patens* налічує до 300 генеративних особин, щільність від 1 до 8 особин на 1 м².

Урочище «Транти». Місцезростання *P. grandis* та *P. patens* приурочені до верхньої частини частково заліснених схилів пагорба. Види приймають участь в угрупованнях *Brachypodietum (pinnati) caricosum (humilis)* та *Caricetum (humilis) pulsatillosum (latifoliae)*. Ценопопуляція *P. grandis* налічує понад 300 генеративних особин, щільність коливається від 8 до 27 особин на 1 м². Локалітет *P. patens* налічує близько 70 генеративних особин, щільність від 1 до 8 особин на 1 м².

Урочище «Щовби». Локалітети *P. grandis* та *P. patens* виявлені на південно-східному схилі та на верхівці пагорба в угрупованні асоціації *Festucetum (valesiaca) caricosum (humilis)* та *Caricetum (humilis) pulsatillosum (latifoliae)*. Загальна площа ценопопуляції *P. grandis* складає близько 5 га, чисельність генеративних особин сягає 700 особин, щільність коливається від 1-2 до 12 особин на 1 м². Ценопопуляція *P. patens* займає площу близько 4 га, генеративних особин налічується понад 2 тис., щільність – від 1-3 до 32 особин на 1 м².

Урочище «Камінь». У верхній частині схилу *P. grandis* приймає участь в угрупованні асоціації *Brachypodietum (pinnati) caricosum (humilis)*, щільність ценопопуляції складає 4-9 особин на 1 м². У середній частині схилу локалітет *P. grandis* відмічено на малопотужних ґрунтах з гіпсовими розсипами у складі угруповання *Stipetum (capillatae) festucosum (valesiaca)*.

Урочище «Гора Магса». *P. grandis* виявлено в середній частині південно-західного схилу пагорба на малопотужних карбонатних ґрунтах з розсипами вапняку у складі угруповання *Caricetum (humilis) anthericosum (ramosi)*. Чисельність генеративних особин близько 70, щільність ценопопуляції коливається в межах від 4 до 12 особин на 1 м².

Урочище «Бручева». На верхівці пагорба виявлено 26 генеративних особин *P. patens* в угрупованні *Brachypodietum (pinnati) caricosum (humilis)*, щільність ценопопуляції – від 5 до 16 особин на 1 м².

Урочище «Сімлин». Ценопопуляція *P. grandis* приурочена до середньої частини південно-західного схилу, її площа близько 4 га, щільність коливається від 2-3 до 22 особин на 1 м². Ценопопуляція *P. patens* налічує до 700 генеративних особин, що зосереджені переважно у верхній частині південно-західного схилу пагорба, на 1 м² налічується від 1-3 до 26 особин. Види приймають участь в угрупованнях асоціації *Brachypodietum (pinnati) festucosum (valesiaca)*, *Stipetum (pulcherrimae) festucosum (valesiaca)*.

Урочище «Гора Виноград». У верхній частині південно-західного схилу пагорба на площі близько 3 га виявлено близько 600 генеративних особин *P. grandis*, а на вершині схилу – близько 30 генеративних особин *P. patens*, які приймають участь в угрупованнях асоціації *Brachypodietum (pinnati) festucetum (valesiaca)*, *Stipetum (pulcherrimae) festucosum (valesiaca)*.

На території Бистрицько-Тлумацького природного району нами було виявлено 2 місцезростання видів роду *Pulsatilla* Mill.

Околиці с. Підлужжя. Локалітети *P. grandis* та *P. patens* виявлені на північному схилі пагорба з виходами вапняку, в угрупованні, що належить до асоціацій *Stipetum (capillatae) festucosum (valesiacaе)*, *Festucetum (valesiacaе) brizidosum (mediae)*. Площа оселення особин *P. patens* близько 4 га, щільність від 2 до 16 особин на 1 м². На верхівці схилу було знайдено 2 генеративні та 5 віргінільних особин *P. grandis* на площі 2 м².

Околиці с. Узинь. Місцезростання *P. grandis* та *P. patens* приурочені до південно-східного та східного схилу пагорба, в угрупованні *Stipetum (pulcherrimae) festucosum (valesiacaе)*, *Festucetum (valesiacaе) stiposum (pulcherrimae)*. Загальна площа ценопопуляції *P. patens* близько 2 га, чисельність генеративних особин більше 2 тис., щільність коливається від 3 до 19 особин на 1 м². Площа локалітету *P. grandis* досягає 1 га, виявлено близько 300 генеративних особин, щільність від 1-2 до 12 особин на 1 м².

На території Олешанського природного району нами було виявлено 4 місцезростання видів роду *Pulsatilla* Mill.

Урочище «Дуб» (територія Дністровського регіонального ландшафтного парку). Було знайдено 3 генеративні та кілька віргінільних особин *P. patens* в угрупованні асоціації *Festucetum (pratensis) dactilosum (glomeratae)*.

Урочище «Підгори». Локалітети *P. grandis* та *P. patens* виявлені на північно-східному схилі пагорба з гіпсовими осипами. Площа ценопопуляції *P. patens* 25 м², щільність – 4 особини на 1 м², в угрупованні, що належить до асоціації *Festucetum (valesiacaе) galiosum (veri)*. Локалітет *P. grandis* займає площу 10 м², щільність – 2 екземпляри на 1 м², в угрупованні *Festucetum (valesiacaе) teucriosum (chamaedris)*.

Колишне пасовище на схід від с. Олеша. На схилі з неглибоким ґрунтом і вапняковими осипами нами було виявлено близько 300 генеративних особин *P. patens*, які займають площу 25 м², в угрупованні асоціації *Festucetum (valesiacaе) inulosum (ensifoliae)*.

Урочище «Ліса гора» (Гостів-Обертинський район). Місцезростання *P. patens* приурочені до південно-східного схилу пагорба на малопотужних ґрунтах, в угрупованні асоціації *Festucetum (valesiacaе) brachypodiosum (pinnati)*; площа 30 м², нами виявлено близько 60 генеративних особин, щільність від 1-2 до 10 особин на 1 м².

На території Городенківського природного району нами виявлено місцезростання *P. grandis* та *P. patens* в околицях с. Чортовець, на верхівці та на південно-східному схилі пагорба з малопотужним ґрунтом в угрупованні асоціації *Helictotrichonetum (desertori) caricosum (humilis)*. Локалітет *P. grandis* на верхівці пагорба налічує 19 особин, та кілька поодиноких генеративних особин внизу пагорба. Ценопопуляція *P. patens* займає площу 30-40 м², налічує близько 100 особин, щільність від 1 до 5 особин на 1 м².

На території Тернопільської області нами було виявлено 1 місцезростання видів роду *Pulsatilla* Mill. – урочище «Горожанка». Локалітети *P. grandis* та *P. patens* було виявлено на південно-західному схилі та на верхній частині схилу біля карстової лійки з виходами вапняку, на малопотужному ґрунті. Загальна площа ценопопуляції *P. patens* близько 1 га, щільність від 1 до 4 особин на 1 м². На південно-західному схилі нами було виявлено близько 50 генеративних особин *P. grandis*, щільність від 1 до 5 особин на 1 м².

На території Західного Поділля зростає 3 види роду *Pulsatilla* Mill. - *P. grandis* Wend., *P. patens* (L.) Mill. s. I. та *P. pratensis* (L.) Mill. Виявлено 16 локалітетів *P. grandis*, 17 локалітетів *P. patens*, та 2 локалітети *P. pratensis*. Ценопопуляції *P. pratensis* в урочищах «Касова гора» та «Чортова гора» є вимираючими. Більшість

досліджуваних ценопопуляцій *P. grandis* та *P. patens* приурочені до лучно-степових пагорбів з потужним ґрунтом, гіпсовими чи вапняковими осипами, відзначаються високою або середньою чисельністю, належать до нормального типу. Чотири ценопопуляції *P. grandis* та три ценопопуляції *P. patens* є малочисельними та перебувають у критичному стані. У виявлених місцезростаннях видів роду *Pulsatilla* Mill. необхідно продовжувати здійснення популяційного моніторингу.

Література

1. Бакалина Л.Б. Онтогенез і популяційна структура сонів широколистоного і чорніючого в екосистемах Канівського природного заповідника // Заповідна справа в Україні. – 1997. – 3, 2. С. 16 - 22.
2. Береговий П.М. Геоботаніка – Київ: Рад. школа, 1966. – 176 с.
3. Екофлора України / Відпов. редактор Я.П. Дідух. – Київ: Фітосоціоцентр, 2004. – Т. 2. – С. 143-150.
4. Определитель высших растений Украины / Д.Н. Доброчаева, М.И. Котов, Прокудин и др. – К.: Наук. думка, 1987. – 548 с.
5. Продромус растительности Украины / Ю.Р. Шеляг-Сосонко, Я.П. Дідух, Д.В. Дубина и др.; отв. ред. К.А. Малиновский. – К.: Наук. думка, 1991, – 272с.
6. Ценопопуляции растерий (основные понятия и структура). – М.: Наука ,1976. – 217 с.
7. Червона книга України. Рослинний світ / за ред. Я.П. Дідуха. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 912 с.

**ЗОНАЛЬНИЙ ТА БІОТОПНИЙ РОЗПОДІЛ PROTURA УКРАЇНИ
(ZONAL AND BIOTOPIC DIFFERENTIATION OF PROTURA IN UKRAINE)****Шрубович Ю.Ю.**Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів,
Інститут систематики та еволюції тварин ПАН, м. Краків,
e-mail: shrubovych@gmail.com

Протури (Protura) – дрібні ґрунтові мікроартроподи, котрі живуть на межі підстилка-ґрунт і найчастіше трапляються у ризосфері, багатій на мікоризні грибки. Ці тварини мають видовжене та сплюснене тіло малої довжини (близько 2 мм). Очі та вусики відсутні. Ротові органи пристосовані до ссання. Група відносно малочисельна – від кількох особин до десятків тисяч на метр квадратний. Protura поширені у всьому світі, але досі не виявлені в полярних областях. Група вивчена доволі слабо і фрагментарно. Світова фауна протур, відповідно до “Catalogue of the world Protura”[6], складає 748 видів протур, які належать до 72 родів.

Аналіз матеріалу Protura, зібраного в 2006 – 2010 роках у природних зонах України, а саме, на території Закарпаття (лісові, лучні, чагарникові та урбанізовані біотопи), у Карпатах, у степовій зоні на території Чорноморського біосферного заповідника, у зоні широколистяних лісів у лісових, лучних біотопах та на остепнених луках, у зоні мішаних лісів у лісових біотопах, в Криму у гірських лісових та прибережних біотопах, дав можливість підсумувати результати вивчення фауни протур України. На даний час можна стверджувати, що фауна протур України представлена 58 видами (12% від світової та 33% від європейської фауни протур), що належать до 12 родів та 3 родин [1]. Нами зареєстровано 26 видів нових для протурофауни України, серед яких 4 види описані як нові для науки, а 8 видів Protura претендують на статус нових для науки.

В зональному аспекті таксономічно найрізноманітніша фауна протур Карпат (33 види) та зони широколистяних лісів (28 видів). У степовій зоні України зареєстровано 17 видів протур, значна частина фауни представлена видами азійського походження. Незначна кількість матеріалу Protura з лісостепу, зони мішаних лісів та Криму поки що не дають можливості оцінити рівень різноманітності цих зональних фаун протур. Проте, аналіз таксономічної подібності регіональних фаун Protura України, проведений на основі індексу Жакара, вказує на високу ступінь унікальності кожної з вивчених регіональних фаун (Карпати / зона широколистяних лісів – 0,25; Карпати / степова зона – 0,16 і зона широколистяних лісів / степ – 0,21). Цілком логічним є найвищий ступінь спорідненості зональних фаун сусідніх територій зі спільною історією фауногенезу, а саме, зони широколистяних лісів та Карпатської гірської країни. Відповідно, найменш споріднені фауни протур степу та Карпат.

Аналіз біотопного розподілу видів протур на даному етапі дослідження групи провести досить важко, оскільки більшість видів протур відомі лише з типових локалітетів. Все ж, можна виділити кілька груп видів, які виказують чітку приуроченість до різних типів біотопів. До групи політропних лісових видів можна віднести *Acerella muscorum* (Ionesco, 1930), *Acerentulus alni* Szeptycki, 1991 та *Acerentulus silvanus* Szeptycki, 1991, *Eosentomon armatum* Stach, 1926, *Eosentomon transitorium* Berlese, 1908 та *Eosentomon vulgare* Szeptycki, 1984, *Verrucoentomon rafalskii* Szeptycki, 1997. До лісових видів відносяться також практично всі одинадцять видів з роду *Acerentomon* Silvestri, 1907, зареєстровані у фауні України лише в Карпатській гірській країні [2]. Виключення складає один вид *A. mesorhinus* Ionesco,

1930, який трапляється як в лісових біотопах Карпат, так і в ґрунті мезофітних лук у зоні широколистяних лісів. Певну групу видів можна охарактеризувати як карпатські ендеміки або субендеміки. До таких видів належать *Acerentomon carpaticum* Nosek, 1961 та *Acerentulus carpaticus* Nosek, 1967. В Кримських горах масово трапляється лише один вид *Noldo kaprusii* Shrubovych & Szeptycki, 2006, якого на даний час можна вважати монтанним ендеміком Кримського півострову [3].

До групи видів відкритих ландшафтів можна віднести лучні *Eosentomon pratense* Rusek, 1973 та *Eosentomon mirabile* Szeptycki, 1984, *Proturentomon noseki* Rusek, 1975. Деякі ксерорезистентні види з цієї групи виказують чітку біотопну преференцію до остепнених лук, наприклад, *Podolinella podolica* Szeptycki, 1995 та *Berberentulus polonicus* Szeptycki, 1968, *Acerentulus halae* Szeptycki, 1997 (zareєстрований також у степових біотопах Криму), *Acerentulus rafalskii* Szeptycki, 1979 і *A. traegardhi* Ionesco, 1937.

Окремо можна виділити групу степових видів, які мають південні ареали поширення і виявлені нами лише у степовій зоні України. Це такі види, як *Proturentomon rectinatum* (Condé, 1948) та *Gracilentulus fjellbergi* Szeptycki, 1993. Можливо, ще два види, описані нещодавно зі степових біотопів Причорноморського заповідника *Gracilentulus sarmaticus* Shrubovych & Szeptycki, 2008 та *Eosentomon scytha* Shrubovych & Szeptycki, 2008 [4, 5], теж будуть виказувати біотопні преференції лише до степових біотопів.

Найпоширеніший еврибіонтний *Acerentulus xerophilus* Szeptycki, 1979 трапляється у всіх зонах України і преферує як лісові, так і лучні та степові біотопи. До численних еврибіонтних видів належать також *Eosentomon delicatum* Gisin, 1945, *E. enigmaticum* Szeptycki, 1986, *E. semiarmatum* Denis, 1927, *E. pinetorum* Szeptycki, 1984, *Acerentulus exiguus* Condé, 1944, *Protentomon tuxeni* Nosek, 1966 та *Proturentomon noseki* Rusek, 1975.

Таким чином, можна зробити висновок, що досліджені зональні фауни Protura території України характеризуються специфічними видовими композиціями та високим рівнем унікальності, представлені великою кількістю нових для науки і для фауни України видів, а також поєднують європейські та азійські таксони на спільній території. Необхідно зазначити, що навіть фрагментарна інформація про поширення окремих видів протур на території України та в світі дає можливість оцінити біотопні преференції цих тварин до лісових, лучних та степових ценозів та виділити монтанні елементи.

Література

1. Шрубович Ю.Ю. Таксономічне багатство та хорологічна структура фауни Protura України // Наук. Вісн. Ужгор. Ун-ту. Сер. Біол. – 2010. – Вип. 29. – Р. 75-81.
2. Shrubovych J. *Acerentomon szeptyckii* sp. n. (Protura: Acerentomidae) from Ukraine // Acta zool. cracov. – 2009. – Vol. 52B, № 1-2. – Р. 9-15.
3. Shrubovych J., Szeptycki A. *Noldo kaprusii* n. sp., a new species from Crimea (Protura: Nipponentomidae) // Genus. – 2006. – Vol. 17, № 2. – Р. 151-158.
4. Shrubovych J., Szeptycki A. *Gracilentulus sarmaticus* sp. nov. from Southeast Ukraine (Protura: Acerentomidae, Berberentulinae) // Zootaxa. – 2008. – № 1898. – Р. 34-40.
5. Shrubovych J., Szeptycki A. *Eosentomon scytha* n. sp. a new species from Southern Ukraine (Protura: Eosentomidae) // Genus. – 2008. – Vol. 19, № 1. – Р. 1-6.
6. Szeptycki A. Catalogue of the world Protura // Acta zool. Cracov. – 2007. – 50B. – Р. 1-210.

**ЦЕНОТИЧНЕ РІЗНОМАНІТТЯ БУКОВИХ ЛІСІВ НИЖНЬОЇ ЧАСТИНИ
ДОЛИНИ РІКИ ЛІМНИЦІ (ПЕРЕДКАРПАТТЯ)
(BEECH FORESTS CENOTICAL DIVERSITY OF THE LOWER PART OF THE
LIMNYTSIA RIVER VALLEY)**

Шумська Н.В.

Прикарпатський національний університет ім. Василя Стефаника,
м. Івано-Франківськ, e-mail: shumskabot@rambler.ru

Ріка Лімниця довжиною 122 км і з площею басейну 1430 км² – найбільша карпатська притока Дністра в межах Івано-Франківської області. Вона бере початок на північних схилах г. Буштул в Горганах і впадає у Дністер біля с. Шевченкове Галицького району.

Нижня частина долини Лімниці припадає на два адміністративні райони Івано-Франківської області – Калуський та Галицький. Верхня, південно-західна частина лісових масивів належить Калуському держлісгоспу, а нижня, північно-східна – Галицькому національному природному парку (Блюдницьке та Крилоське лісництва).

Згідно фізико-географічного районування [4], територія займає частини двох районів: Прилуквинської та Войнилівської височин Івано-Франківського Передкарпаття.

Нижня частина долини Лімниці відзначається своєрідними геологічними, геоморфологічними, едафічними умовами, більшою лісистістю порівняно з іншими районами Передкарпаття.

Русло Лімниці в нижній частині течії звивисте, глибиною до 2 м і завширшки 20 - 60 м. Гідрологічний режим ріки складний, відзначається різкими коливаннями стоку та рівня води, частими паводками. Обидва береги високі й круті, порізані ярами і невеликими долинами річок, які стікають з Прилуквинської та Войнилівської височин.

Рельєф горбистий, з численними ярами, балками, карстовими формами. Корінні відклади представлені неогеновою гіпсоангідритовою товщею, яка залягає близько до поверхні, а місцями у вигляді численних скельних утворень виходить на денну поверхню. Ґрунти дерново-буроземні та сірі лісові.

Біля підніжжя та у нижній частині схилів пагорбів, у долинах приток Лімниці переважають грабово-дубові, грабові, чорновільхові лісові угруповання. Верхні та середні частини схилів пагорбів зайняті переважно буковими лісами.

Об'єктом наших досліджень стали угруповання формації *Fageta sylvaticaе* (субформація чисті букові ліси – *Fageta sylvaticaе*). Вивчення рослинності букових лісів здійснювали впродовж 2008 - 2011 років із застосуванням маршрутного та стаціонарного методів дослідження. Геоботанічні описи проводили на пробних ділянках площею 25 x 25 м за загальноприйнятою методикою [2]. Класифікацію рослинності здійснювали за домінантним принципом [5]. Видові назви рослин наводяться за «Определителем высших растений Украины» [3].

Дослідження проводили в урочищах «Раків Потік», «Селище», «Вербівці», «Над ярами» Блюдниківського лісництва, «Сокіл» та «Лази» Крилоського лісництва Галицького національного природного парку та в урочищі «Бабин» Вістовецького лісництва Калуського держлісгоспу.

Деревостан, сформований *Fagus sylvatica* L., одноярусний монодомінантний, віком 60-120 років. Повнота деревного ярусу 0,7-0,8; бонітет переважно І.

Угруповання асоціації *Fagetum (sylvaticaе) caricosum (pilosae)* займають значні площі у верхніх частинах пагорбів та на пологих схилах в усіх досліджуваних

урочищах. У деревному ярусі до *Fagus sylvatica* L. зрідка долучаються *Carpinus betulus* L. й *Betula pendula* Roth. Підріст сформований *Fagus sylvatica* (10 – 20 %), *Tilia cordata* Mill. (+), *Acer pseudoplatanus* L. (+). У підліску присутні *Euonymus verrucosa* Scop. (+), *Sambucus nigra* L. (+), *Daphne mezereum* L. (+). Загальне проективне покриття трав'яного ярусу, сформованого переважно *Carex pilosa* Scop., коливається від 30 до 80 %. У складі травостою угруповань відмічені також *Anemone nemorosa* L. (10 – 30 %), *Pulmonaria obscura* Dumort. (+), *Paris quadrifolia* L. (+), *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *D. carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Rubus hirtus* Waldst. et Kit. (+ – 10 %), *Galium odoratum* (L.) Scop. (+), *Stellaria holostea* L. (+), *Lamium maculatum* (L.) L. (5 – 20 %), *Lathyrus vernus* (L.) Bernh. (+), *Milium effusum* L. (+), *Luzula pilosa* (L.) Willd. (+), *Asarum europaeum* L. (+). Рідше трапляються *Vinca minor* L. (10 – 20 %), *Sanicula europaea* L. (+), *Circaea lutetiana* L. (+), *Galeobdolon luteum* Huds (+), *Actaea spicata* L. (+), *Symphytum besseri* Zaverucha (+), *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. (+), *Polygonatum multiflorum* (L.) All. (+), *P. verticillatum* (L.) All. (+), *Lilium martagon* L. (+), *Hepatica nobilis* Mill. (+), *Majanthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt (+ – 10 %), *Epipactis purpurata* Smith (+), *E. helleborine* (L.) Crantz (+), *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch. (+), *C. damasonium* (Mill.) Druce (+).

На стрімких схилах в урочищах “Лазі”, “Вербівці” та “Над ярами” відмічені угруповання *Fagetum (sylvaticae) rubosum (hirti)*. Підріст утворений *Fagus sylvatica* й *Acer platanoides* L. (+). Нижній ярус представлений монодомінантними заростями *Rubus hirtus* з проективним покриттям 50 - 90 %. До складу угруповань входять також *Athyrium filix-femina* (+), *Dryopteris filix-mas* (+), *Salvia glutinosa* L., *Prenanthes purpurea* L., *Majanthemum bifolium* (+), *Carex pilosa* (5 – 20 %), *Pulmonaria obscura* (+).

На вирівняних ділянках рельєфу в урочищах “Раків потік”, “Лазі”, “Вербівці” поширені фітоценози асоціації *Fagetum (sylvaticae) vincosum (minoris)*. Проективне покриття деревного ярусу 70 – 80 %. Підлісок не виражений; підріст утворений *Tilia cordata* (+), *Acer platanoides* (+), *Acer pseudoplatanus* (+). У трав'яному ярусі домінує *Vinca minor* з проективним покриттям 50 – 100 %, відмічені також *Carex pilosa* (10 – 20 %), *Pulmonaria obscura* (+), *Paris quadrifolia* L. (+), *Dryopteris filix-mas* (+), *D. carthusiana* (+), *Athyrium filix-femina* (+), *Galium odoratum* (+), *Stellaria holostea* (+), *Polygonatum multiflorum* (+), *Asarum europaeum* (+).

Угруповання асоціації *Fagetum (sylvaticae) galiosum (odorati)* приурочені до пологих схилів та вирівняних ділянок. Підріст утворений *Fagus sylvatica* (10 %), *Tilia cordata* (5 %), *Acer pseudoplatanus* (+), у підліску ростуть *Euonymus europaeus* (+), *Lonicera xylosteum* L. (+), *Daphne mezereum* (+), *Hedera helix* L. (+). Трав'яний покрив відзначається видовим різноманіттям та загальним проективним покриттям 60 - 80 %. Крім *Galium odoratum* (30 – 60 %), у його складі присутні *Aegopodium podagraria* L. (+), *Dryopteris filix-mas* (+), *D. carthusiana* (+), *Athyrium filix-femina* (+), *Paris quadrifolia* (+), *Carex pilosa* (+ – 10 %), *Pulmonaria obscura* (+), *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. (+), *Rubus hirtus* (+ – 5 %), *Lilium martagon* (+ – 10 %), *Aposeris foetida* (L.) Less. (+), *Epipactis purpurata* (+), *Sanicula europaea* (+), *Stellaria holostea* (+), *Lathyrus vernus* (+), *Galeobdolon luteum* (+), *Majanthemum bifolium* (+ – 5 %), *Asarum europaeum* (10 – 15 %), *Hepatica nobilis* (+ – 5 %), *Oxalis acetosella* L. (+); в урочищах Блюдницького лісництва також – *Salvia glutinosa* (+), *Prenanthes purpurea* (+), *Circaea lutetiana* (+), *Dryopteris austriaca* (Jacq.) Woynar ex Schinz et Thell. (+), *Polystichum braunii* (Spenn) Fée (+).

Угруповання асоціації *Fagetum (sylvaticae) athyriosum (filix-feminae)* описані у верхній частині схилу в урочищі “Лазі” та на вирівняних ділянках рельєфу в урочищах “Раків потік” і “Селище”. Проективне покриття деревного ярусу складає 70 %. У підліску ростуть *Euonymus verrucosa* (+), *Sambucus nigra* (+). Трав'яний ярус із загальним проективним покриттям 60 – 80 % формують *Athyrium filix-femina* (30 –

60 %), *Dryopteris filix-mas* (+ - 10 %), *D. carthusiana* (+), *Carex pilosa* (20 – 30 %), *Pyrola rotundifolia* L. (+), *Galium odoratum* (+), *Asarum europaeum* (+), *Lamium maculatum* (+), *Polygonatum multiflorum* (+), *Lathyrus vernus* (+); в урочищі “Лазі” також – *Gymnocarpium dryopteris* (5 – 30 %).

В урочищах “Селище” та “Над ярами” відмічені фітоценози асоціації *Fagetum (sylvaticae) nudum*. Проективне покриття деревного ярусу – 80 %. У підліску відмічені *Sorbus aucuparia* L. (+), *Lonicera xylosteum* (+), у підрості – *Fagus sylvatica* (5 %), *Acer pseudoplatanus* (+), *Abies alba* Mill. (+), *Picea abies* (L.) Karst. (+). До складу трав'яного ярусу із загальним проективним покриттям 5 % входять *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (+), *Athyrium filix-femina* (+), *Dryopteris carthusiana* (+), *Prenanthes purpurea* (+), *Luzula pilosa* (+), *Gymnocarpium dryopteris* (+), *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mert. (+), *Majanthemum bifolium* (+), *Oxalis acetosella* (+).

У вологих місцях – на схилах ярів, у долинах лісових потоків, у зниженнях рельєфу поширені угруповання асоціації *Fagetum (sylvaticae) dentariosum (glandulosae)* із загальним проективним покриттям трав'яного ярусу 60 – 100 %. Для угруповань характерна добре виражена весняна синюзія. Крім *Dentaria glandulosa* Waldst. et Kit. (50 – 80 %), у травостої приймають участь *Anemone nemorosa* (10 – 30 %), *Anemone ranunculoides* L. (+), *Pulmonaria obscura* (+), *Leucjum vernum* L. (5 – 30 %), *Gagea lutea* (L.) Ker. - Gawl. (+ - 10 %), *Scilla bifolia* L. (+), *Chrysosplenium alternifolium* L., *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. (+ - 30%), *Adoxa moschatellina* L. (+ - 10 %), *Corydalis solida* (L.) Clairv. (+ - 10 %). Крім того, присутні *Aegopodium podagraria* (10 - 20 %), *Dryopteris filix-mas* (+), *D. carthusiana* (+), *Athyrium filix-femina* (+ - 30 %), *Asarum europaeum* (+), *Glechoma hederacea* L. (+ - 10 %), *Lamium maculatum* (+ - 20 %).

У вологих місцях в нижній частині схилів, біля підніжжя пагорбів, в ярах (урочища “Лози” й “Селище”) відмічені фітоценози асоціації *Fagetum (sylvaticae) alliosum (ursini)*. Проективне покриття деревного ярусу складає 70 %. Підлісок утворений *Sambucus nigra* (10 - 20 %), *Euonymus europaea* (+), підріст – *Fagus sylvatica* (+), *Tilia cordata* (+), *Acer pseudoplatanus* (+). Загальне проективне покриття травостою складає 80 – 100 %; *Allium ursinum* L. – 50 – 90 %. Присутні також *Aegopodium podagraria* (20 – 30 %), *Asarum europaeum* (+ - 10 %), *Lamium maculatum* (10 – 30 %), *Galium odoratum* (+), *Dentaria bulbifera* L. (+), *Glechoma hederacea* (+), *Dryopteris filix-mas* (+), *D. carthusiana* (+), *Athyrium filix-femina* (+), *Aposeris foetida* (+), *Pulmonaria obscura* (+), *Symphytum cordatum* (+), з ранньовесняних ефемероїдів – *Scilla bifolia* (+), *Ficaria verna* Huds. (+ - 10 %), *Galanthus nivalis* L. (+), *Gagea lutea* (+), *Isopyrum thalictroides* L. (+).

У подібних умовах поширені також угруповання асоціації *Fagetum (sylvaticae) aegopodiosum (podagrariae)*, які відрізняються від фітоценозів попередньої асоціації більшим значенням проективного покриття *Aegopodium podagraria* (50 – 60 %) та відсутністю або незначною рясністю *Allium ursinum*.

Угруповання асоціації *Fagetum (sylvaticae) mercurialidosum (perennis)* фрагментарно поширені в нижніх частинах схилів пагорбів та на схилах ярів. Проективне покриття деревного ярусу 80 %. У підліску присутні *Sambucus nigra* (+ - 10 %), *Lonicera xylosteum* (+), *Daphne mezereum* (+). Підріст утворюють *Fagus sylvatica* (+), *Acer platanoides* (+), *Tilia cordata* (+). У трав'яному ярусі із загальним проективним покриттям 50 – 80 %, крім *Mercurialis perennis* (30 – 75 %) ростуть також *Carex pilosa* (5 – 10 %), *Rubus hirtus* (+), *Glechoma hirsuta* Waldst. et Kit. (10 %), *Sanicula europaea* (+), *Symphytum cordatum* (+), *Actaea spicata* (+), *Lathyrus vernus* (+), *Ranunculus cassubicus* (+), *Paris quadrifolia* (+), *Polygonatum multiflorum* (+), *Aposeris foetida* (+), *Pulmonaria obscura* (+), *Geranium phaeum* L. (+), *Dryopteris filix-mas* (+), *Athyrium filix-femina* (+).

На схилах пагорбів з гіпсоангідритовими відслоненнями та скелях в урочищах «Селище», «Лази», «Сокіл» наявні угруповання асоціації *Fagetum (sylvaticae) hederosum (helicis)* з проєктивним покриттям *Hedera helix* 30 - 60 %. У підліску відмічені *Sambucus nigra* (+), *Euonymus verrucosa* (+), *Acer pseudoplatanus* (+). Видовий склад трав'яного вкриття бідний, включає *Mercurialis perennis* L. (10 %), *Campanula rapunculoides* L. (+), *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm. (+ - 10 %), *Polypodium vulgare* L. (+ - 20 %), *Asarum europaeum* (+ - 15 %), *Asplenium trichomanes* L. (+).

На схилах пагорбів та ярів в урочищі «Селище» (Блюдниківське лісництво, кв. 23) відмічені фрагменти фітоценозів асоціації *Fagetum (sylvaticae) lunariosum (redivivae)* з проєктивним покриттям деревостану 70 – 80 %. У підліску наявні *Sambucus nigra* (10 %), *Acer pseudoplatanus* (+) і *Euonymus verrucosa* (+); у підрослі – *Fagus sylvatica* (+). Загальне проєктивне покриття трав'яного покриву сягає 60 – 80 %, у тому числі *Lunaria rediviva* L. – 40 – 60 %. До домінуючого виду у травостої на схилах та днищі ярів долучаються *Mercurialis perennis* (10 %), *Stachys sylvatica* L. (+), *Aegopodium podagraria* (10 %), *Symphytum cordatum* (+), *Lamium maculatum* (10- 20 %), *Asarum europaeum* (+). На схилах пагорба з гіпсоангідритовими відслоненнями до складу трав'яного ярусу, крім *Lunaria rediviva* входять *Phyllitis scolopendrium* (10 %), *Polypodium vulgare* (+ - 10 %), *Galium intermedium* Schult. (5 - 10 %), *Mercurialis perennis* (+), *Geranium robertianum* L. (+), *Chelidonium majus* L. (+), *Asarum europaeum* (+), *Lamium maculatum* (5 %).

У цьому ж кварталі, на схилах пагорбів з гіпсоангідритовими відслоненнями описані також фрагменти фітоценозів асоціації *Fagetum (sylvaticae) phyllitidosum (scolopendrii)*. Підлісок утворений *Sambucus nigra* (10 %), підріст – *Fagus sylvatica* (+). Загальне проєктивне покриття трав'яного ярусу складає 30 – 60 %, у тому числі *Phyllitis scolopendrium* – 30 – 50 %. У складі угруповання присутні також *Asarum europaeum* (10 %), *Polypodium vulgare* (10 %), *Geranium robertianum* (+), *Polystichum braunii* (+).

Таким чином, букові ліси в нижній частині долини ріки Лімниці відзначаються фітоценотичним різноманіттям, мають важливе синфітосозологічне значення. Рослинні угруповання субформації *Fageta sylvaticae* належать до 12 асоціацій, п'ять з яких занесені до Зеленої книги України [1] – *Fagetum (sylvaticae) vincosum (minoris)*, *Fagetum (sylvaticae) alliosum (ursini)*, *Fagetum (sylvaticae) hederosum (helicis)*, *Fagetum (sylvaticae) lunariosum (redivivae)*, *Fagetum (sylvaticae) phyllitidosum (scolopendrii)*. Найбільш поширеними є угруповання першої асоціації, угруповання другої та третьої асоціацій відомі з кількох місцезростань; асоціації *Fagetum (sylvaticae) lunariosum (redivivae)*, *Fagetum (sylvaticae) phyllitidosum (scolopendrii)* представлені фрагментами фітоценозів.

Література

1. Зелена книга України / під заг. ред. Я.П. Дідуха – К.: Альтерпрес, 2009. – 448 с.
2. Методы изучения лесных сообществ. – СПб.: НИИХ.СПбГУ, 2002. – 240 с.
3. Определитель высших растений Украины / Д.Н. Доброчаева, М.И. Котов, Ю.Н. Прокудин и др. – К.: Наук. думка, 1987. – 548 с.
4. Природа Івано-Франківської області / під ред. К.І. Геренчука – Львів: Вища школа, 1973. – 160 с.
5. Продромус растительности Украины / Ю.Р. Шеляг-Сосонко, Я.П. Дидух, Д.В. Дубына и др. – К.: Наукова думка, 1991. – 272 с.

ІНІЦІАЛЬНІ ҐРУНТИ ЯК МОДЕЛЬ КОЕВОЛЮЦІЙНИХ ПРОЦЕСІВ THE INITIAL SOILS AS A MODEL OF CO-EVOLUTION PROCESSES

Чорнобай Ю. М.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів

e-mail: yuchor@museum.lviv.net

Реліктові механізми саморганізації едафотопів

Впровадження Дж. Лавлоком у макроекологічний тезаурус поняття Гайя-системи спричинило появу численних версій розвитку як у природничій, так і соціально - аксіологічній сферах. Наново проголошений після В.І. Вернадського [2] принцип цілісного підходу до структурно-функціональних сполучень „живого” і „неживого”, біотичного і косного спонукав до радикально нових підходів щодо пізнання мережевої самоорганізації та структуризації біосистем [13] та ендегенної (планетарної) детермінації еволюційних змін біоти [16]. Саме застосування формалізованого інструментарію до гіперсистем біосферного рівня зробило нову теорію Лавлока ефективною навіть у прикладних трактуваннях та моделях світової динаміки. Зокрема, такі явища, як еволюція чи просторове поширення за дедуктивного підходу розглядаються не як лінійний процес поступових змін, а як поліцентричне мережеве сприйняття планетарної організації геофізичного, геохімічного, кліматичного і навіть антропічного стану біосфери [14].

За Гайя-теорією, у реальному живому світі у всій його цілісності, еволюція не може бути обмеженою пристосуванням організмів до оточуючого середовища, оскільки це середовище саме формується мережею живих систем, здатних до пристосування та творчості. За таким підходом кожен пристосовується до кожного – це коєволюція. За словами Д. Лавлока [15] еволюція живих організмів настільки тісно пов'язана з еволюцією оточуючого середовища, що разом вони становлять єдиний еволюційний процес (підкреслено - Ю.Ч.) .

Для тих, хто знайомий з теорією біосфери В.І. Вернадського , ці слова не є одкровенням. Адже ще у 20-х роках минулого століття автор «Біосфери» писав, що еволюція організмів на Землі почалася відразу у ценотичній формі. Це явище суто системне, а ніяк не елементарне. У глобальній системі живі та неживі компоненти настільки нероздільні і взаємозалежні через глобальний кругообіг, перенесення речовин та обмін інформацією [11], що традиційне уявлення про довкілля, як про сукупність зовнішніх чинників, до яких вид змушений пристосовуватись через адаптації та еволюцію, виглядає однобічним і вузьким поглядом з середини, з пункту бачення популяції та виду, та ще й у обмежених часових рамках, адекватним лише для масштабів існування конкретних таксонів та окремо обраних типів екосистем.

Ототожнення Землі з організмом Д. Лавлок охарактеризував лише як популяризаційну метафору [13], але ця метафора дозволила йому розвинути ідею біосфери до логічного рівня дуже великої геосистеми з властивостями саморегуляції та самовдосконалення. Він створив емпіричний базис для методологічного переходу від ієрархічного трактування управління (кібернетична схема) до мережевої організації самокерованих компонентів глобальної цілісності, охоплюючи й людське суспільство. Дістало методологічної формалізації те, що В.І. Вернадський емпірично узагальнював як «шлівку життя» [4].

Характерним є те, що перші висвітлення дедуктивного підходу до еволюції гетеротаксономічних біокосних систем [5] (за сучасною термінологією – екосистем, геосистем) ми знаходимо у працях засновників теорії генетичного ґрунтознавства.

Якщо Ч. Дарвін у 1881 р. вперше дав кількісну оцінку ролі біотичних агентів у формуванні ґрунтів, то В.В. Докучаєв (1883) суттєво поглибив цей підхід у своєму вченні про генезис та просторову організацію ґрунтового покриву [6].

Поява біологічної концепції ґрунтоутворення В.Р.Вільямса разом з біогеохімічними ідеями В.І. Вернадського спричинили подальший розвиток сучасних знань про еволюцію ґрунтів. Процес ґрунтоутворення розвивається в часі подібно до процесу вивітрювання. Але його розвиток, на відміну від останнього, залежить в основному від виникнення і розвитку живих організмів. Розвиток органічного життя відбувається за певною закономірністю і, відповідно до цього, розвиток ґрунтів також проходить за певним порядком, що зводиться до *єдиного ґрунотвірного процесу* (підкреслено – Ю.Ч.), вчення про який розроблено В.Р. Вільямсом [3]. Воно засноване на положенні про біотичну природу глобальних сукцесій, де окремі ґрунтові типи є періодами або стадіями розвитку, пов'язаними з появою певних типів рослинних формацій. Ґрунти розташовуються на поверхні Землі зонально, утворюючи в рівнинних областях широтні, а в гірських місцевостях - вертикально-поясні формації. Тобто Вільямс услід за Вернадським з позицій планетарної організації живого розглядав ґрунтоутворення як невід'ємну частину (компонент) процесу життя (тобто еволюції біосфери).

Суто біологічний підхід до еволюції ґрунтів був задекларований майже одночасно в працях Й.К. Пачоського і В.Р. Вільямса. Сутність біогенезису за Вільямсом, полягала в циклічному перебігу процесів утворення та розкладу органічних сполук. Особливого значення він надавав накопиченню їх у ґрунтах, що змінювало режими мінерального і водного живлення рослин і викликало в підсумку зміну рослинних формацій (тобто перебіг екологічних сукцесій). Отже, еволюція ґрунтів виступає тут як ознака єдності явища ґрунотворення, як прояв цілісного динамічного процесу впливу елементів біосфери на навколишнє середовище [8]. У ході цього процесу відбуваються взаємопов'язані і взаємозумовлені еволюційні перетворення не тільки органічного світу, а й рельєфу, водних басейнів, клімату і т. д. [9]

Едафотоп як еволюційна одиниця

Ґрунт серед біокосних компонентів біосфери посідає особливе місце. За визначенням В.А. Ковди [7] він виконує функцію загальнопланетарного акумулятора і розподільника космічної енергії в біосфері і є універсальним екраном, що утримує в біосфері біофільні елементи. Локальним відображенням біокосної цілісності цього природного тіла є едафотоп. Саме едафотоп є тою коеволюційною одиницею, від якої можна простежити перебіг загального еволюційного (ґрунтоутворюючого) процесу.

Мешканці акумуляюючого субстрату – ґрунтові організми, що інтегрують дію цілого комплексу біотичних та абіотичних чинників, виконують активну роль у трансформації та перерозподілі органічної речовини, деструкційних та ґрунтоутворюючих процесах. Тісний зв'язок педобіонтів з середовищем оселища – температурою, вологістю та вмістом хімічних елементів – дозволяє розглядати основні риси едафотопів як одну з характеристик стану геосистем. Відповідність спектра едафічних умов, які визначають нормальну життєдіяльність організмів, що населяють ґрунт, до певної структури угруповань розширює можливості біодіагностики різних типів едафотопів та процесів, що перебігають у них.

Головні функції, що виконує ґрунтова біота

Функції едафону	Функціональні групи
Підтримання структурованості ґрунту	Групи безхребетних та коріння рослин, які перемішують ґрунт, мікоризи та деякі інші мікроорганізми
Регулювання ґрунтових гідроекологічних процесів	Групи безхребетних та коріння рослин, які перемішують ґрунт
Газообмін та зв'язування вуглецю	Головним чином – це мікроорганізми та коріння рослин
Детоксикація	Головним чином – це мікроорганізми
Цикл азоту	В основному – мікроорганізми та коріння рослин, деякі безхребетні – мешканці ґрунту і підстилки
Розклад органічних речовин	Різні сапротрофи та безхребетні, що харчуються підстилкою (детритофаги), гриби, бактерії, актиноміцети, та інші м/організми
Пригнічення розвитку шкідників, паразитів та хвороб	Рослини, мікоризи та інші гриби, нематоди, бактерії та різні інші мікроорганізми, колемболи, черви, різні хижаки
Джерело харчової та фармацевтичної сировини	Коріння рослин, різноманітні комахи (цвіркуни, личинки жуків, мурахи, терміти). Черви, мікроорганізми та їх побічні продукти
Симбіотичні та асимбіотичні зв'язки з рослинами та їх корінням	Ризобій, мікориза, актиноміцети, різні організми ризосфери, мурахи
Регулювання росту рослин	Пряма дія: коріння рослин, ризобій, мікориза, актиноміцети, патогени, фітопаразитичні нематоди, комахи – ризофаги; непряма дія: уся ґрунтова біота (едафон)

Для кожного едафотопу властива наявність детермінуючих груп організмів, зникнення або зниження активності яких може призвести до незворотних наслідків в ньому, його деградації і руйнування. Серед цих детермінуючих груп педобіонтів вирізняються наступні:

- укладачі едафотопу (в т.ч. макрофауна, наприклад туруни і дощові черви): організми, які чинять помітний фізичний вплив на ґрунтовий субстрат через переміщення органо-мінеральних мас, створення агрегованих структур і прокладання ходів, а також впливаючи на кругообіг поживних речовин;
- сапрофаги (в т.ч. целюлозо - руйнуючі гриби або бактерії): мікроорганізми, які наділені ферментами щодо розкладу полімерів, які впливають на переважну частину енергетичних потоків в трофічних мережах;
- мікрорегулятори (в т.ч. мікрофауна, як то нематоди): тварини, які забезпечують потоки поживних речовин через живлення рослинами, та інші взаємодії з організмами, що роблять ці речовини рухомими;
- мікросимбіонти (в т.ч. мікоризні гриби, ризобіонти): мікроорганізми, що пов'язані з корінням, які посилюють споживання поживних речовин рослинами;

- шкідники і збудники хвороб (в т.ч. патогенні гриби, паразити, інвазійні безхребетні тварини): види, що використовуються в біологічному контролі (в т.ч. хижаки, паразити і надпаразити шкідників та збудників хвороб);
- бактеріальні трансформери: бактерії, що здійснюють перебіг реакцій з вивільнення чи зв'язування органічних сполук (в т.ч. метанотрофи) або елементів мінерального живлення, таких як азот, сірка або фосфор (у т.ч. нитрифікуючі бактерії).

Отже едафотоп є достатньо репрезентативним формальним елементом екологічного оселища (біотопу), який можна типізувати та формалізувати до стану моделі. На такій моделі можна принаймні розглядати ймовірні сценарії ектогенних змін, включаючи й антропогенні.

Екологічні сукцесії ініціальних едафотопів як модель первинних актів ґрунтоутворення

Напрямки змін та їх спричиненість визначаються на підставі індикаційних критеріїв, тобто таких, що отримані через співвідношення реальних величин, але позбавлені метричного змісту. Саме це є необхідною умовою аналізу гетерокомпонентних структурних елементів екосистем, якими є едафотопи. До числа найбільш надійних та репрезентативних методів екологічної індикації належить мікоіндикація, що спирається на дослідження комплексів незавершених грибів – гіфоміцетів в ґрунтах та підстилках. Дослідження проводились у 1995-2005 рр. на техногенних серіях ініціальних ґрунтів на третинних-четвертинних породах відслонень гірничо-добувного підприємства «Сірка» Яворовського та Роздольського родовищ, а також у Немирівських мергеледобувних карерах Львівської області.

Першим кроком до мікоіндикації ступеня деградації едафотопів є визначення придатності ґрунту до загального заселення міцелієм. Для цього був використаний коефіцієнт загального заселення (КЗЗ), який вираховується через відношення [1]:

$$K33 = \frac{\mu \cdot 100\%}{N}, \text{ де:}$$

μ – кількість проб, у яких виявлено певні таксони (роди);

N – максимальна кількість імовірних варіантів трапляння грибів обраної групи (роду).

Через вказану формулу було оцінено ступінь заселеності ґрунтових субстратів сукупністю родів міксоміцетів. Міцеліальні гриби, будучи яскраво вираженими убіквістами, трапляються повсюдно, змінюючи лише співвідношення родових груп. Тому, цілком достатньо оцінювати співвідношення родів гіфоміцетів. Конкретний список родових таксонів незавершених грибів техногенних едафотопів був наведений у наших попередніх публікаціях [12].

Отриманий спектр величин виявився розширеним стосовно еталонної величини КЗЗ в лісових ґрунтах фізико-географічного району Опілля - Розточчя, як в напрямку пригнічення, так і стимуляції освоєння субстратів. Внаслідок стресу величина КЗЗ для мікроміцетів знижується, а в ході самовідновлення зростає, значно перевищуючи природний рівень заселення, якщо відсутні вибагливіші до середовища конкуренти.

Поряд з визначенням мікологічної диференціації змінених едафотопів, доцільно охарактеризувати угруповання мікроміцетів, виходячи з показників значущості грибного населення (чисельність – N) та родового складу (число родів – S). Якщо просте відношення S/N свідчить про компонентне розмаїття, то зворотнє відношення тих самих величин певним

чином характеризує реакцію міконаселення на умови середовища, оскільки лімітовані ресурси зменшують кількість рідкісних таксонів і спричиняють ріст чисельності убіквітів, тобто відбувається “концентрація” домінування. Разом з індексом різноманіття $K_{рз} = S/N$, ми вводимо коефіцієнт чисельності, або індекс значущості $K_{зн} = N/S$, через який вдалося оцінити стан урбо- і техногенних едафотопів Розточчя-Опілля. Для еталонного ґрунту заповідних лісів Розточчя властивий індекс $K_{зн} = 3,6$. Усі значення $K_{зн} < 3,6$ відносяться до едафотопів, що перебувають під впливом стресу, тоді як $K_{зн} > 3,6$ притаманні екотопам, що позбавлені стресу і перебувають у стані самовідновлення.

Проте для едафотопів з невеликими відхиленнями від еталонних характеристик дуже важко визначити напрямок подальшого розвитку, чи у бік деградації, чи у бік відновлення. Вектор змін вдалося виявити в ординаційній системі “різноманіття – чисельність”, де коефіцієнти за едафотопами значного стресового пригнічення зосередились у лівій нижній частині ординат, а ті, що перебувають у стані самовідновлення та флуктуаційного зростання, зосереджені у правій верхній частині ординат. Точкою розділу вказаних груп є ординаційне положення ґрунту лісового заповідника “Розточчя”, яке відповідає завданням блоку пам’яті обраної моделі едафотопу.[10]. Повторні дослідження підтвердили виявлені закономірності. Проте з’ясувалося, що індекси значущості $K_{зн}$ не відбивають різниці у чисельності мікроміцетів, яка суттєво впливає на положення екотопу у системі ординат “різноманіття - чисельність”. Для посилення контрастності індексів $K_{зн}$ нами введено додатковий коефіцієнт диференціації значущості Z , який дорівнював:

$$Z = \frac{N + S}{10},$$

де N – чисельність, а S – кількість родів.

Модифікована формула індексу значущості набула вигляду:

$$K_{зн(+)} = \frac{N}{S} \cdot Z$$

Перебіг відновно-деградаційних процесів під час гіфоміцетних сукцесій можна представити у вигляді двоспиральної дивергентної моделі (рис.) переходів від стабільного стану до флуктуаційних зростань чи деградаційних редукцій. По правій частині спіралі розташувалися індекси $K_{зн(+)}$ з позитивним енергетичним вектором. Енергетичний відновлювальний потенціал зростає до значень індексів $K_{зн(+)} = 7,5$ та $8,5$. Відтак має місце стадійне падіння до нормального значення індексу ($K_{зн(+)} = 2$) та ще нижчого енергетичного рівня. Але на кожному витку деградації мікроміцетний комплекс завжди має шанс до відродження.

Таким пульсуючим перебігом розвитку піонерних біокомплексів характеризується весь складний процес реабілітації зруйнованого едафотопу. Початкова флуктуація за рахунок внутрішнього ресурсу мікроміцетів змінюється падінням значущості внаслідок вичерпання ендогенної енергії. Нове піднесення відбувається вже на іншому енергетичному рівні внаслідок появи додаткових субстратів.

Поетапне (сукцесійне) нагромадження у межах детритної системи трофічного матеріалу забезпечує можливість розвитку розширеного спектра розмаїття педобіонтів, які створюють і нагромаджують новий енергетичний ресурс для більш високих рівнів розвитку ґрунтового профілю і екосистеми в цілому.

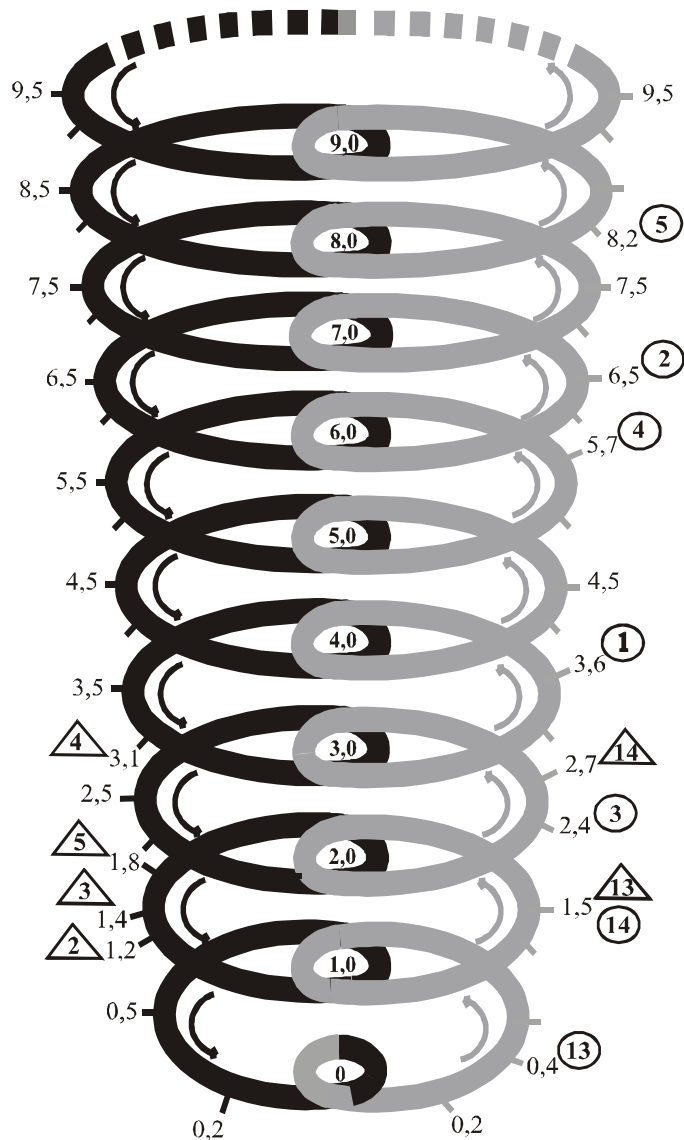


Рис. Модель екологічних сукцесій ініціальних едафотопів в техногенних комплексах .
Пояснення до індексів значущості K_{3H} див. у тексті.

Висновки

1. Едафотопна інтеграція таксономічних та екологічних критеріїв у загальний еволюційний (грунтотворний) процес дозволяє розв'язувати широке коло фундаментальних та прикладних завдань, а саме:

- визначати характеристики ґрунтів як цілісних біокосних утворень з тісно взаємопов'язаними біотою та едафічним середовищем;
- вирізняти локальні та регіональні спектри екологічних оселищ та їх розповсюдження у зв'язку з кліматичними, орографічними та іншими факторами;
- виявляти специфічність структури та функціонування ґрунтових покривів різноманітних таксономічних рангів, розробляти підходи до їхньої диференціації та типології;
- оцінювати роль міжкосистемних зв'язків у топічній та функціональній інтеграції геосистем;

- вирізняти хорологічні особливості природної динаміки едафотопів та їхніх біотичних комплексів (едафонів);
 - реєструвати закономірності реакції ґрунтової біоти на антропогенні впливи;
 - знаходити критерії відбору та інтеграції даних з оцінки стану екологічних оселищ та їх структурних компонентів.
2. Екологічні сукцесії угруповань детритного комплексу мікроміцетів в антропогенних ґрунтах підпорядковані ендегенним механізмам коливальних змін чисельності і значущості таксонів нижчих грибів.
 3. Флуктуації чисельності і значущості гіфоміцетів здатні перевищувати нормальний (актуальний) енергетичний потенціал угруповання у 3-4 рази. Число флуктуацій зумовлене екзогенними чинниками, зокрема поетапним приростанням органічних субстратів та кліматичними коливаннями.
 4. Індекси екологічних сукцесій мікроміцетних угруповань в детритній системі ініціальних ґрунтів відбивають реліктові схеми еволюційних ценотично-мережевих процесів самоорганізації та розвитку біокосних субстратів біосфери.

Література

1. Борисова В.Н. Гифомицеты лесной подстилки в различных экосистемах. – К.: Наук. думка, 1988. – 250 с.
2. Вернадский В.И. Биосфера. – М. Наука, 1967. – 376 с.
3. Вильямс В.Р. Развитие первичного почвообразовательного процесса // Собр. соч., – т. 6, - М.: – 1951, Сельхозгиз. – С.284.
4. Голубець М.А. Плівка життя. – Львів: «ПОЛП», 1997. – 185 с.
5. Горбань А.Н., Хлебопрос Р.Г. Демон Дарвина. Идея оптимальности и естественный отбор. – М.: Наука, 1988. – 208 с.
6. Докучаєв В.В. Росвйський чорнозем. – К.-Х.: Держсільгоспвидав, - 1952, - 460 с.
7. Ковда В.А. Основы учения о почвах. – М.: Наука, 1973, т. 1, – С. 112.
8. Полюнов Б.Б. К вопросу о роли элементов биосферы в эволюции организмов// Почвоведение, 1941, № 10, с. 601.
9. Полюнов Б.Б. Первые стадии почвообразования на массивно-кристаллических породах // Почвоведение, 1945, №7 - С. 327-339.
10. Таргульян В.О. 2005. Концепция памяти почв: развитие фундаментальной базы генетического почвоведения // Ред. Н.Ф. Глазовский. Многоликая география. М.: КМК. – С. 114-131.
11. Холодный Н.Г. Возникновение жизни и первичные организмы// Изв. Армен. фил. АН СССР,- 1942, № 9 - 10, - с. 104.
12. Чернобай Ю.М., Вовк О.Б., Борисова В.М. Екологічні сукцесії мікроміцетних угруповань в антропогенних ґрунтах // Наук. записки ДПМ НАН України, - 2005, вип. 21, - С. 119-128.
13. Kauffman S. At Home in the Universe // Oxford University Press, New York. 1995. - 321 p.
14. Lovelock J.E. GAIA: A New Look at Life on Earth. – USA: Oxford University Press, 1979. – 252 p.
15. Lovelock J.E. What's in a Name? // Gaia Circular, 1998, vol.1, issue 1, p. 6-7.
16. Margulis L., Sagan D. What is Life? – Weidefeld& Nicholson Ltd., 1985. – 207 p.

UNIQUE SEQUENCE OF EVENTS OR INTELLIGENT DESIGN: PARALLEL QUESTIONS OF CONTEMPORARY ASTRONOMY AND BIOLOGY

Witkowski Z.¹ and Chernobay Y.²

¹Chair of Environmental Sciences of Academy of Physical Education, Kraków, Poland,
e-mail: zbigniew.witkowski@onet.eu

² State Natural History Museum of National Academy of Sciences of the Ukraine, Lviv,
e-mail: yuchor@museum.lviv.net

1. Introduction. Astronomy and astrobiology

The year 2011 marks the 50th anniversary of the creation of an equation that has done much to guide us in our quest to find life in the cosmos. In 1961 Frank Drake (1965) presented it as follows:

$$N=R * f_p * N_e * f_i * f_c * L, \text{ where:}$$

- R^* , the first term, is the rate at which life-supporting stars (not too big and not too small, but just right) are formed;
- f_p is the fraction of those life-supporting stars that have planets;
- N_e is the number of those planets per star system that is habitable;
- f_i is the fraction of the habitable planets where life develops;
- f_i is the fraction of that life that develops intelligence;
- f_c is the fraction of the intelligent life that uses electromagnetic communication;
- and, finally, L is the length of time in which those intelligent creatures actually send electromagnetic waves into space.

The Equation follows this path: from the kinds of stars needed to produce habitable planets, to the chances that those planets will form, to the chances that those planets will form life, to the chances that that life will be smart and not just microbial or bovine, to the chances that the intelligent life will be detectable by our telescopes, to the amount of time that we, personally, have to detect them. Drake and his proponents believed that the probability of existence of intelligent life in our galaxy is much higher than 1, while the opponents supposed that the intelligent life here is bound to be between 0 and 1. The expression of their idea is the Rare Earth Hypothesis (Brownlee, Ward 2000).

They suggests that their hypothesis is the contrary of the principle of mediocrity (Copernican principle) which concludes that the Earth is a typical rocky planet in a typical planetary system located in an unexceptional region of a common galaxy (Drake 1965, <http://www.youtube.com/watch?v=MlikCebQSIY>). On planetary system and galaxy region that are friendly to complex life like the Earth, the solar system, and our region of the galaxy are very rare. According the Hypothesis a number of fortuitous circumstances are set out as follows:

- galactic habitable zone (Gonzales et al. 2001)
- a central star and planetary system having a requisite character (Kasting et al 1993),
- the circumstellar habitable zone (Kasting et al. 1993),
- the size of the planet and its location in the star system (Horner Jones 2008),
- the giant impact which gave the Earth its satellite, axis tilt and velocity of rotation (24 hours) (Taylor 1998),
- conditions needed to assure the planet has a magnetosphere (http://en.wikipedia.org/wiki/Earth's_magnetic_field),
- plate tectonics, the chemistry of the lithosphere, atmosphere, and oceans (Brownlee, Ward 2000),
- the role of "evolutionary pumps" such as massive glaciations and rare bolid impacts (Brownlee, Ward 2000)

- the Cambrian expansion of animals as well as
- the emergence of intelligent life (technical intelligence).

Three out of the eleven fortuitous circumstances mentioned were external to the Earth, the next four had happened before life came into the game. The last four are an effect of evolution and coevolution of life and non-alive environment.

1. Ecology and evolutionary biology.

A similar controversy exists in the role of bio-component in the evolution of biosphere. The Gaia concept (Lovelok, Margulis 1974) can be explained as a highly self-sustainable homeostatic system. The system can be explained as a Probable Gaia where the progress of biosphere organization can be explained as a cooperation of organisms and environment within the frame of system (Free, Barton 2007). Another explanation is Lucky Gaia where the same cooperation is a rare cascade of improbable fortuitous events (Free, Barton 2007) as well as the Intelligent Project where the Gaian homeostatic system and composition of living taxa were created in so called Intelligent Design (Delfino 2011, Ralf 2007)). Discussing the last hypothesis we must remember the controversy in astronomy and astrobiology. The intelligent life is unequivocally a rare event in the space. But if they are or were somewhere in there and developed advanced cosmic technology they might project not only local enterprises but also a distant ones like our solar system with highly protected Earth. But these remarks are still of anecdotal.

The probable homeostatic system works as an evolutionary machine where life produces a large amount of waste which next are a substrate for development of new live forms (Free, Barton 2007). As a result new taxons emerged and locally adapted. These new guilds of species later produced new 'waste' which were gradually utilized by the next group of new taxons. The co-adaptation processes were slow if time is calculated in evolutionary scale. This explanation seems rational but still it leaves some crucial questions:

1. Why did it take so long to produce the atmospheric oxygen (ca. 3Gyr)?
2. Why was the ozone layer in the atmosphere established so late?
3. Why did the rate of evolutionary process accelerate rapidly on the continents comparing to its rate in oceans?
4. When and where could a technical intelligence evolve in an ocean (if any)?
5. Why did almost 90% of biodiversity evolve on land **and while** the proportion of area in both habitats is as 3:7 respectively, and primary production is almost equal?
6. Why do the vast majority of living species belong to animal taxa?

Answering these questions we assume that the concept of Gaia is closer to the Lucky Gaia than to the (highly) Probable Gaia hypothesis. In our opinion the Lucky Gaia is also probable but its probability is much, much lower. The first important happy event was the giant impact (http://en.wikipedia.org/wiki/Giant_impact_hypothesis) uch a collision seems to be unique in space particularly in the ecosphere of the solar system. It effected our large satellite -the Moon, the axis tilt and velocity of rotation (24 hours). All these have had an important role in the process of evolution of life on Earth.

After the collision the new Earth's crest was bombarded by cosmic bodies (Frey 1977). The deep large ocean niches were established on 60% of the Earth's surface. The large amount of water stabilized life water environment and allowed a huge production of oxygen by water photosynthetic organisms. As late as after about 3 Gyr the oxygen concentration in the atmosphere was high enough for animal taxa expansions on lands. Meanwhile, the development of the atmospheric ozone layer allowed existence of higher metazoan to live on land (the cosmic radiation rapidly decreased) allowehttp://www.ux1.eiu.edu/~cfjps/1400/atmos_origin.html.

Tectonic plates moved on the Earth's Mantle which changed the environmental variables such as the temperature, altitude, exposition as well accelerated/reduced the circulation rate of water etc. in the biosphere.

In consequence of all these factors and events the evolution of life accelerated rapidly. The continental biota during ca 0,6 Gyr of evolution shares as many as 80% of species. It means that the rate of evolution on lands were at least one order of magnitude higher than in oceans. In the period of 3,8 Gyr the most intelligent animal which evolved in seas is probably the octopus and during the period of 0.6 Gyr on lands technical intelligence developed.

Therefore our planet is, in our opinion, not the Probable Gaia as has been suggested by (Free, Barton 2007) but The Lucky Gaia – as lucky and improbable as were the cosmic events described by the Only Earth hypothesis. Contrary to the Lucky Gaia is the Intelligent Design hypothesis which assumes the creator project and his presence during its realization. The Intelligent Project hypothesis is based on deterministic cascade of events. Being unique in space we can choose between these two projects – rational the Rare Earth hypothesis or idealistic assumption of intelligent designer – the elder brother who arranged our world.

References

1. Brownlee D., Ward P.D. (2000) Rare Earth. Copernicus.
2. Delfino R.A. Zastąpić metodologiczny naturalizm. Przedruk z Global Spiral
3. (<http://www.metanexus.net/Magazine/tabid/68/id/10028/Default.aspx>) (1-06 2011).
4. Drake F. (1965) The radio search for intelligent extraterrestrial life. In Current Aspects of Exobiology, edited by G. MA.amikunian and M.H. Briggs, Pergamon, New York, pp. 323-345.
5. Free A., Barton N.H. (2007) Do evolution and ecology need the Gaia hypothesis? TREE 22 (11): 611-619.
6. Frey H. (1977) Origin of the Earth's ocean basins, Icarus 32 (2): 235-250.
7. Gonzales G., Brownlee, D., Ward, P. (2001). The Galactic Habitable 235-250 Zone: Galactic Chemical Evolution. Icarus 152: 185-200.
8. Horner J.; Jones B.W. (2008). Jupiter –friend or foe? I: The asteroids. International Journal of Astrobiology 7 (3&4): 251-261.
9. Kasting J., Whitmire D. P. Reynolds R. T. (1993) Habitable zones around main sequence stars. Icarus 101 (1): 108-28.
10. Lovelock, J.E.; Margulis, L. (1974). "Atmospheric homeostasis by and for the biosphere- The Gaia hypothesis. Tellus 26 (1): 2-10.
11. Ralf R.A. (2007) Intelligent design judged and found wanting: A review of Monkey Girl, by Edward Humes, and Scientists Confront Intelligent Design and Creationism, edited by Andrew J. Petto and Laurie R. Godfrey. Evolution and Development 9 (4): 402-404.
12. Taylor S. R. (1998) Destiny or Chance: Our Solar System and Its Place in the Cosmos. Cambridge Univ. Press.
13. <http://www.youtube.com/watch?v=MlikCebQSIY> (Carl Sagan - Cosmos - Drake Equation in Carl Sagan Portal)) (10 06 2011)
14. http://en.wikipedia.org/wiki/Earth's_magnetic_field (10 06 2011)
http://en.wikipedia.org/wiki/Giant_impact_hypothesis (10 06 2011)
15. allowe http://www.ux1.eiu.edu/~cfjps/1400/atmos_origin.html (10 06 2011)

Національна академія наук України
National Academy of Sciences of Ukraine
Державний природознавчий музей
State Natural History Museum

Наукове видання

ПРОБЛЕМИ ВИВЧЕННЯ ЕВОЛЮЦІЇ ТА ХОРОЛОГІЇ
ТАКСОНОМІЧНОГО РІЗНОМАНІТТЯ БІОТИ

МАТЕРІАЛИ МІЖНАРОДНОЇ НАУКОВОЇ КОНФЕРЕНЦІЇ

PROBLEMS OF EVOLUTION AND CHOROLOGY STUDY OF
TAXONOMICAL DIVERSITY OF BIOTA

MATERIALS OF THE INTERNATIONAL SCIENTIFIC CONFERENCE

Українською, російською та англійською мовами



Усі матеріали представлені в авторській редакції

Комп'ютерний дизайн Є.Д. Інкін

Адреса редакції:
79008 Львів, вул. Театральна, 18
Державний природознавчий музей НАН України
Телефон / Факс: (032) 235-69-17
E-mail: museologia@museum.lviv.net
<http://museum.lviv.net>

Формат 60×84/8. Ум.-др. арк. 20.16. Наклад 100 прим.
Підписано до друку
Друк різнографічний
Зам. №

Друк ТЗОВ «Простір-М»
79000, м. Львів, вул. Чайковського 27