

Національна академія наук України  
Державний природознавчий музей

---

**НАУКОВІ ЗАПИСКИ  
ДЕРЖАВНОГО  
ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ**

Випуск 29

Спеціальний випуск

Львів 2013

Национальная академия наук Украины  
Государственный природоведческий музей

---

**НАУЧНЫЕ ЗАПИСКИ  
ГОСУДАРСТВЕННОГО  
ПРИРОДОВЕДЧЕСКОГО  
МУЗЕЯ**

Том 29

Специальный выпуск

Львов 2013

National Academy of Sciences of Ukraine  
State Natural History Museum

---

# **PROCEEDINGS OF THE STATE NATURAL HISTORY MUSEUM**

Volume 29

Special edition

Lviv 2013

УДК 57+58+591.5+502.7:069

Наукові записки Державного природознавчого музею. – Львів, 2013. – Вип. 29. – 223 с.

Спеціальний випуск збірника присвячений проблемам динаміки різноманіття та адаптаційному потенціалу ентомобіоти які розглядалися на VII Львівській ентомологічній школі присвяченій пам'яті професора Андрея Шептицького, яка проходила в рамках міжнародної науково-практичної конференції «Подільські читання», організованої Міністерством освіти і науки України, Тернопільським національним педагогічним університетом ім. В. Гнатюка, Природним заповідником «Медобори», Національним природним парком «Дністровський каньйон», Державним природознавчим музеєм НАН України (м. Львів), Кам'янець-Подільським національним університетом ім. І. Огієнка, Вінницьким державним педагогічним університетом ім. М. Коцюбинського, Хмельницьким національним університетом, Ойцовським парком народовим (Польща), що відбулася 23-24 травня 2013 року в м. Тернополі.

Для екологів, ботаніків, зоологів, працівників природничих музеїв, заповідників, національних парків та інших природоохоронних установ.

#### **РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ**

Чернобай Ю.М. д-р біол. наук, проф. (*головний редактор*); Берко Й.М. д-р біол. наук, проф.; Бокотей А.А. канд. біол. наук, с.н.с. (*відповідальний секретар*); Волгін С.О. д-р біол. наук, проф.; Дригант Д.М. д-р г.-м. наук, с.н.с.; Климишин О.С. д-р біол. наук, с.н.с. (*науковий редактор*); Малиновський А.К. д-р с.-г. наук; Тасенкевич Л.О. д-р біол. наук, проф.; Третяк П.Р. д-р біол. наук, проф.; Царик Й.В. д-р біол. наук, проф.

#### **РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ**

Чернобай Ю.Н. (*главный редактор*), Берко И.Н., Бокотей А.А. (*ответственный секретарь*), Волгин С.А., Дрыгант Д.М., Климишин А.С. (*научный редактор*), Малиновский А.К., Тасенкевич Л.А., Третяк П.Р., Царик И.В.

#### **EDITORIAL BOARD**

Chernobay Y.M. (*Editor-in-Chief*), Berko I.M., Bokotey A.A. (*Managin Editor*), Volgin S.O., Drygant D.M., Klymyshyn O.S. (*Scientific Editor*), Malynovsky A.K., Tassenkevich L.O., Tretjak P.R., Tsaryk I.V.

#### **Видання 29 тому здійснено за фінансової підтримки природного заповідника «Медобори»**

*Рекомендовано до друку вченою радою  
Державного природознавчого музею*

ISSN 2224-025X

© Наукові записки ДПМ, 2013

УДК 595.71+591.5

І. Я. Капрусь

## **ВЕРТИКАЛЬНИЙ РОЗПОДІЛ І ТИПІЗАЦІЯ ВИСОТНИХ АРЕАЛІВ КОЛЕМБОЛ В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ**

*Ключові слова:* *Collembola, хорологія, висотний розподіл, різноманіття, ареали*

Ландшафтний підхід у геозоологічних дослідженнях найчастіше реалізується на рівні зон (підзон) [2, 3] або висотних поясів гірських регіонів [1, 2, 12]. У таких дослідженнях визнається важливість використання ландшафтної основи в процесі вивчення тваринного населення [17]. Відомо, що види з однаковим географічним поширенням (класичний ареалогічний аспект хорології) часто відрізняються за численністю, частотою трапляння, характером освоєння біотопів і іншими характеристиками розподілу [15, 18]. Саме для дрібних ґрунтових організмів тільки такі характеристики і дозволяють говорити про більшу чи меншу їх приуроченість до певних висотних поясів або природних зон. Тому, при вивченні висотно-поясного чи ландшафтно-зонального розподілу тварин використовують концепцію екологічного оптимуму ареалу, яка дозволяє кількісно оцінити приуроченість видів до певної частини ландшафту [18]. Екологічний оптимум ареалу можна оцінити за допомогою високих показників численності в конкретних угрупованнях і трапляння на ландшафтному профілі.

Актуальність проведеного дослідження обумовлена, насамперед, необхідністю типології тваринного населення ґрунтових організмів, відсутністю універсальних підходів до виділення класифікаційних категорій і сучасних схем типізації педобіонтів у висотних градієнтах екологічних умов. Дана робота присвячена типології висотного розподілу видів ногохвісток (*Collembola*) в Українських Карпатах. Відповідно до К. Б. Городкова [6] ареал наземних організмів ми прийняли як трьохмірну структуру, що має широтну, довготну і висотну складові. Нами розглянуто лише висотну складову ареалу, яка відображає особливості вертикального розподілу окремих таксонів колембол, що обумовлений їх еколого-адаптивним потенціалом.

У літературі можна знайти кілька вдалих спроб класифікувати види за їх належністю до висотних комплексів колембол за вертикальним розподілом. Зокрема, одну з перших спроб типізувати населення ногохвісток у деяких гірських регіонах півдня Сибіру зробила С. К. Стебаєва [13]. На основі аналізу рівня загальної чисельності та її сезонної динаміки, видового складу, спектру життєвих форм і глибини проникнення ногохвісток у товщу ґрунтового шару, автор виділяє три типи населення колембол з п'ятьма підтипами: 1) високогірний тип з гольцовим, лучно-тундровим і субальпійсько-лучним підтипами, 2) гірсько-степовий, 3) котловинно-степовий – з власне котловинно-степовим і котловинно-опустинено-степовим підтипами. На окрему увагу заслуговує робота А. Б. Бабенка [1], де на основі дослідження біотопної приуроченості видів колембол плато Путорана у висотному градієнті умов (Росія, Середньо-Сибірське плоскогір'я) виділено три їх фауністичних

комплекси: лісовий, чагарниковий і гольцовий. Встановлено, також що різні види колембол в Українських Карпатах поширені на різних гіпсометричних рівнях [7, 21]. Однак, незважаючи на проведені дослідження, запропоновані класифікаційні схеми мають регіональний характер. У літературі відсутні як універсальні підходи до виділення висотно-поясних комплексів видів ґрунтових тварин, так і термінологічні проблеми пов'язані з їх назвою. Тому, метою проведеної роботи були аналіз розподілу чисельності видів колембол у висотних градієнтах умов Українських Карпат, а також розроблення типологічної схеми висотних ареалів цих мікроартропод.

### **Матеріал і методика досліджень**

Робота ґрунтується на власних матеріалах польових досліджень, які зібрані у ході 25-річного вивчення колембол на території Українських Карпат. Загалом за період 1986–2010 років було відібрано близько 1,5 тис. ґрунтових проб стандартного розміру та ідентифіковано близько 70 тис. особин колембол. Крім того, використовували наявні літературні дані про видовий склад ногохвісток дослідженого регіону, які узагальнені в «Каталозі колембол і протур України» [9], а також роботах Р. С. Варговича [4, 5, 22], присвячених вивченню печерної фауни колембол.

Для аналізу вертикальної диференціації розмаїття колембол нами використано висотно-градієнтний підхід, який дозволяє оцінити вплив екологічних факторів на педобіонтів у залежності від висоти над рівнем моря. Вертикальний розподіл рослинності в Карпатах прийнято за М. А. Голубцем і К. А. Малиновським [14]. Дослідження проведені у таких поясах рослинності: 1) передгірних дубових лісів (до 750 м н.р.м.); 2) букових лісів (до 1450 м н.р.м.); 3) ялинових лісів (до 1670 м н.р.м.); 4) субальпійської рослинності (до 1850 м н.р.м.); 5) альпійських лук (вище 1850 м н.р.м.).

Система класу ногохвісток (*Collembola*) прийнята за інформацією на електронному вебсайті [20] та «Каталогом колембол і протур України» [9]. Для аналізу висотної хорології розмаїття колембол застосовували методологічні підходи Ю. І. Чернова [17]. При проведенні польових досліджень ногохвісток використовували загальноприйняті методи ґрунтово-зоологічних досліджень [10]. Статистичний аналіз матеріалу проводили за допомогою програми Statistica 7.

Виділяючи висотно-поясні групи видів, особливе значення надавали їх приуроченості до типових фітоценозів, враховуючи кількісну участь кожного в досліджених асамблеях і широту освоєння видами різних ландшафтів і їх елементів. Стосовно колембол подібний підхід до аналізу висотної хорології видів застосовано С. К. Стебаєвою [13] у горах Південного Сибіру, а також А. Б. Бабенко [1, 2] на території Арктики. В нашому дослідженні використано подібні методи аналізу асамблей колембол у висотному градієнті умов Українських Карпат.

Оцінку екологічного оптимуму видових ареалів ногохвісток проведено на основі показника відносної чисельності та індексу відносної біотопної приуроченості Ю. А. Песенка [11]. Зону підвищеної чисельності виду на дослідженому градієнті інтерпретували як висотний оптимум ареалу (висотно-поясна приуроченість). Значення індексу Песенка нижчі від нуля трактували лише як присутність виду на

даній території. Аналізуючи матеріали багаторічних зборів колембол вважали, що коливання їх чисельності впродовж різних років і місяців були не суттєвими в порівнянні з їх варіабельністю у межах дослідженого градієнту висотних умов, що дозволило порівнювати дані, зібрані в різні місяці й роки.

### Результати досліджень

У результаті багаторічного вивчення колембол у градієнтах висотних умов Українських Карпат було виявлено 303 види (табл. 1), що співрозмірно з найкраще вивченими зональними фаунами території України [7, 8]. У поясі букових лісів сумарно встановлено 235 видів (230 в смузї чистих букових і 161 в смузї ялицево-букових), ялинових – 193, субальпійському – 148 і альпійському – 74. У карпатських печерах зафіксовано 95 видів [4, 5, 9, 22]. Досліджену фауну можна розглядати як типову для усїєї карпатської гірської системи. Лише незначна кількість видів (максимально до 20% в окремих районах) диференціюють окремі частини Карпат і не виявлені в дослідженому регіоні. Українські Карпати характеризуються значним рівнем ендемізму фауни колембол (близько 9%). Ареалогічний склад дослідженої фауни свідчить про її європейські та зокрема західно-європейські корені [7].

За складом зональних елементів гірсько-карпатська фауна є досить гетерогенною. У ній переважає полізональна група видів (17,5% видового різноманіття). Відмічено також високу представленість лісових форм, серед яких 13,6% температно-лісових і 11,6% неморально-лісових видів. Її зв'язки з тайговими фаунами виражені досить слабо. У складі дослідженого комплексу ногохвісток виявлено всього 4% бореальних видів. Причому, вони екологічно пов'язані не тільки з ялиновими формаціями Карпат. Лісостепова група представлена 6,5% видами і степова – 4,8%. Тобто, майже третина карпатської фауни ногохвісток сформована лісовими зональними елементами, серед яких вагома частка неморально-лісових, що приурочені до угруповань широколистянолісової зони, яка межує з Карпатами. Крім цього, фауна Українських Карпат включає значну кількість азональних елементів монтанно-субмонтанного комплексу [7].

Порівняння населення колембол висотних поясів Українських Карпат (аналіз видового складу і кількісного співвідношення видів) методом багатомірного шкалювання показало, що гірсько-лісові їх варіанти вельми подібні між собою (рис. 1). З ними частково об'єднується за видовим складом субальпійський комплекс, який незважаючи на це, зберігає певну індивідуальність на рівні синекологічної структури досліджених асамблей.

Найбільш специфічними в межах дослідженого регіону виявились асамблеї альпійського поясу і поясу дубових передгірних лісів. Вони відрізняються від «лісо-субальпійської» групи не так за таксономічним складом, як за кількісним співвідношенням видів у складі конкретних ценоасамблей. Тобто, можна говорити про три добре диференційовані за структурою домінування біотопні комплекси колембол, які сформовані в нижньому, середньому і верхньому поясах рослинності Українських Карпат.

За матеріалами багаторічних спостережень у дослідженому регіоні виявлено 19 домінантних видів ногохвісток (табл. 2). В окремих висотних поясах домінує від 5 до 11 масових форм, на частку яких належить 63-95% загальної чисельності

Таблиця 1

**Присутність видів колембол у висотних поясах рослинності та печерах  
Українських Карпат**

| Родина, рід, вид                                      | Ia | Iб | II | III | IV | V |
|---|----|----|----|-----|----|---|
| 1   | 2  | 3  | 4  | 5   | 6  | 7 |
| <b>PODURIDAE</b> Latreille, 1803                      |    |    |    |     |    |   |
| <i>Podura aquatica</i> Linnaeus, 1758                 |    |    | +  |     |    |   |
| <b>HYPOGASTRURIDAE</b> Börner, 1906                   |    |    |    |     |    |   |
| <i>Hypogastrura aequipilosa</i> (Stach, 1949)         | +  | +  | +  | +   | +  |   |
| <i>Hypogastrura assimilis</i> (Krausbauer, 1898)      | +  |    | +  |     |    |   |
| <i>Hypogastrura brevipodialis</i> Stach, 1949         | +  |    | +  |     |    |   |
| <i>Hypogastrura crassaegranulata</i> (Stach, 1949)    | +  | +  | +  | +   | +  |   |
| <i>Hypogastrura manubrialis</i> Tullberg, 1869        | +  |    |    |     |    |   |
| <i>Hypogastrura purpurescens</i> (Lubbock, 1867)      | +  | +  | +  |     |    | + |
| <i>Hypogastrura sahlbergi</i> (Reuter, 1895)          | +  |    | +  |     |    |   |
| <i>Hypogastrura socialis</i> (Uzel, 1891)             | +  | +  | +  |     |    |   |
| <i>Hypogastrura vernalis</i> (Carl, 1901)             | +  | +  | +  |     |    |   |
| <i>Hypogastrura cf. franconiana</i> (Stach, 1949)     |    |    |    | +   | +  |   |
| <i>Hypogastrura viatica</i> (Tullberg, 1872)          |    |    |    |     |    |   |
| <i>Hypogastrura szeptyckii</i> Skarzynski, 2006       |    |    |    | +   | +  |   |
| <i>Ceratophysella armata</i> (Nicolet, 1841)          | +  | +  | +  | +   | +  |   |
| <i>Ceratophysella bengtssoni</i> (Ågren, 1904)        | +  | +  | +  |     |    | + |
| <i>Ceratophysella denticulata</i> (Bagnall, 1941)     | +  | +  | +  | +   |    |   |
| <i>Ceratophysella engadinensis</i> Gisin, 1949        | +  |    | +  | +   | +  | + |
| <i>Ceratophysella granulata</i> Stach, 1949           | +  | +  | +  | +   | +  |   |
| <i>Ceratophysella impedita</i> Skarzynski, 2002       |    |    | +  |     |    |   |
| <i>Ceratophysella luteospina</i> Stach, 1920          | +  | +  | +  | +   |    |   |
| <i>Ceratophysella neomeridionalis</i> Steiner, 1955   | +  |    |    |     |    |   |
| <i>Ceratophysella sigillata</i> (Uzel, 1891)          | +  | +  | +  | +   | +  |   |
| <i>Ceratophysella silvatica</i> Rusek, 1964           | +  | +  | +  | +   | +  | + |
| <i>Ceratophysella succinea</i> (Gisin, 1949)          |    |    |    |     |    | + |
| <i>Ceratophysella cf. kapoviensis</i> (Babenko, 1994) |    |    |    |     |    | + |
| <i>Cosberella acuminata</i> (Cassagnau, 1952)         | +  |    |    |     |    |   |
| <i>Shoettella ununguiculata</i> (Tullberg, 1869)      | +  | +  | +  | +   | +  |   |
| <i>Choreutinula inermis</i> (Tullberg, 1871)          | +  |    | +  |     |    |   |
| <i>Xenylla boernerii</i> Axelson, 1905                | +  | +  | +  |     |    |   |
| <i>Xenylla brevicauda</i> Tullberg, 1869              | +  |    |    |     |    |   |
| <i>Xenylla brevisimilis brevisimilis</i> Stach, 1949  | +  | +  | +  | +   | +  |   |
| <i>Xenylla corticalis</i> Börner, 1901                | +  |    |    |     |    |   |

Продовження таблиці

| 1   | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| <i>Xenylla maritima</i> Tullberg, 1869                        | + | + | + | + |   |   |
| <i>Xenylla shillei</i> Börner, 1903                           |   | + | + |   |   |   |
| <i>Xenylla welchi</i> Folsom, 1916                            | + |   |   |   |   |   |
| <i>Willemia anophthalma</i> Börner, 1901                      | + | + | + | + | + |   |
| <i>Willemia denisi</i> Mills, 1932                            | + | + | + | + | + | + |
| <i>Willemia intermedia</i> Mills, 1934                        | + | + |   |   |   |   |
| <i>Willemia scandinavica</i> Stach, 1949                      | + |   |   |   |   |   |
| <i>Willemia virae</i> Kaprus', 1997                           |   |   |   |   |   | + |
| <i>Microgastrura duodecimoculata</i> Stach, 1922              | + | + | + |   |   |   |
| <b>ODONTELLIDAE</b> Massoud, 1967                             |   |   |   |   |   |   |
| <i>Superodontella andrzeji</i> Kaprus', 2009                  | + |   |   |   |   |   |
| <i>Superodontella huculica</i> Kaprus' et Weiner, 2007        |   | + | + | + |   |   |
| <i>Superodontella lamellifera</i> Axelson, 1903               | + | + | + | + |   |   |
| <i>Superodontella montemaceli</i> Arbea et Weiner, 1992       | + | + | + | + |   |   |
| <i>Superodontella multisensillata</i> Kaprus' et Weiner, 2007 | + |   |   |   |   |   |
| <i>Superodontella rotunda</i> Kaprus', 2009                   | + |   |   |   |   |   |
| <i>Superodontella ruta</i> Kaprus' et Weiner, 2007            | + | + | + | + | + |   |
| <i>Superodontella tyverica</i> Kaprus', 2009                  |   |   |   | + |   |   |
| <i>Xenyllodes armatus</i> (Axelson, 1903)                     | + |   |   |   |   |   |
| <b>BRACHYSTOMELLIDAE</b> (Stach, 1949)                        |   |   |   |   |   |   |
| <i>Brachystomella parvula</i> (Schäffer, 1896)                |   |   | + |   | + |   |
| <b>NEANURIDAE</b> Börner, 1901                                |   |   |   |   |   |   |
| <i>Friesea albida</i> Stach, 1949                             | + | + | + | + | + |   |
| <i>Friesea claviseta</i> Axelson, 1900                        | + | + | + |   |   |   |
| <i>Friesea denisi</i> Kseneman, 1936                          | + | + | + | + | + | + |
| <i>Friesea handschini</i> Kseneman, 1938                      | + | + | + | + | + |   |
| <i>Friesea mirabilis</i> (Tullberg, 1871)                     | + | + | + | + | + | + |
| <i>Friesea monoculata</i> Dunger, 1972                        | + |   |   |   |   |   |
| <i>Friesea stachi</i> Kseneman, 1936                          | + |   | + | + |   |   |
| <i>Friesea truncata</i> Cassagnau, 1958                       |   |   |   | + |   |   |
| <i>Pseudachorutes corticolus</i> (Schäffer, 1896)             | + | + | + | + |   |   |
| <i>Pseudachorutes dubius</i> Krausbauer, 1898                 | + | + | + | + |   |   |
| <i>Pseudachorutes palmiensis</i> (Börner, 1903)               | + | + |   | + |   |   |
| <i>Pseudachorutes parvulus</i> Börner, 1901                   | + | + | + | + | + |   |
| <i>Pseudachorutes subcrassus</i> Tullberg, 1871               | + | + | + | + |   |   |
| <i>Pseudachorutes vasylii</i> Kaprus' et Weiner, 2009         | + | + | + | + | + |   |
| <i>Pseudachorutella asigillata</i> (Börner, 1901)             | + |   |   | + |   |   |
| <i>Micranurida anophthalmica</i> Stach, 1949                  |   |   | + |   |   |   |

## Продовження таблиці

| 1  | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|--|---|---|---|---|---|---|
| <i>Micranurida forsslundi</i> Gisin, 1949            | + |   |   |   |   |   |
| <i>Micranurida granulata</i> (Ågrell, 1943)          | + | + | + | + |   |   |
| <i>Micranurida pygmaea</i> Börner, 1901              | + | + | + | + | + |   |
| <i>Micranurida</i> sp.                               |   |   |   |   |   | + |
| <i>Anurida carpatica</i> Babenko, 1998               | + | + |   | + |   | + |
| <i>Anurida ellipsoides</i> Stach, 1949               | + |   |   |   |   |   |
| <i>Anurida granaria</i> Nicolet, 1847                |   |   | + |   |   |   |
| <i>Anurida lvivska</i> Babenko, 1998                 | + |   | + |   |   |   |
| <i>Anurida tullbergi</i> Schött, 1891                | + |   |   |   |   |   |
| <i>Morulina verrucosa</i> (Börner, 1903)             | + | + | + | + |   | + |
| <i>Thaumanura carolii</i> (Stach, 1920)              | + | + | + |   |   | + |
| <i>Bilobella carpatica</i> Smolis et Kaprus', 2008   | + | + | + | + |   |   |
| <i>Neanura minuta</i> Gisin, 1963                    | + | + |   |   |   |   |
| <i>Neanura muscorum</i> (Templeton, 1835)            | + | + | + | + |   | + |
| <i>Neanura parva</i> Stach, 1951                     | + | + | + | + |   |   |
| <i>Neanura pseudoparva</i> Rusek, 1963               | + | + |   |   |   |   |
| <i>Endonura incolorata</i> (Stach, 1951)             | + | + | + |   |   |   |
| <i>Cryptonura kühneli</i> (Gasán, 1954)              |   |   |   | + |   |   |
| <i>Deutonura albella</i> (Stach, 1920)               | + | + |   |   |   | + |
| <i>Deutonura czarnohorensis</i> Deharveng, 1982      | + |   | + |   |   | + |
| <i>Deutonura conjuncta</i> (Stach, 1926)             | + | + | + | + |   |   |
| <i>Deutonura plena</i> Stach, 1951                   |   | + | + |   |   |   |
| <i>Deutonura stachi</i> Gisin, 1952                  | + | + | + | + | + | + |
| <i>Deutonura weinerae</i> Deharveng, 1982            | + |   | + |   |   |   |
| <b>ONYCHIURIDAE</b> Börner, 1909                     |   |   |   |   |   |   |
| <i>Tetrodontophora bielanensis</i> (Waga, 1842)      | + | + | + | + |   | + |
| <i>Kalaphorura carpenteri</i> (Stach, 1919)          | + |   |   |   |   |   |
| <i>Kalaphorura paradoxa</i> (Schäffer, 1900)         | + | + |   |   |   | + |
| <i>Kalaphorura tuberculata</i> (Moniez, 1891)        | + |   | + |   |   | + |
| <i>Heteraphorura carpatica</i> (Stach, 1934)         | + | + | + | + |   | + |
| <i>Heteraphorura variotuberculata</i> (Stach, 1934)  | + | + | + | + |   | + |
| <i>Hymenaphorura dentifera</i> (Stach, 1934)         | + | + | + |   |   | + |
| <i>Hymenaphorura polonica</i> Pomorski, 1990         | + | + | + | + |   | + |
| <i>Hymenaphorura valdegranulata</i> (Stach, 1954)    | + |   | + | + |   |   |
| <i>Archaphorura serratotuberculata</i> (Stach, 1933) | + |   | + | + |   | + |
| <i>Micraphorura absoloni</i> (Börner, 1901)          | + | + | + | + | + | + |
| <i>Micraphorura pieninensis</i> Weiner, 1988         | + |   |   |   |   |   |

Продовження таблиці

| 1   | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| <i>Oligaphorura schoetti</i> (Lie-Petersen, 1896)         |   |   |   |   |   | + |
| <i>Protaphorura aurantiaca</i> (Ridley, 1880)             | + | + | + | + |   | + |
| <i>Protaphorura armata</i> (Tullberg, 1869)               | + | + | + | + | + | + |
| <i>Protaphorura campata</i> (Gisin, 1952)                 | + | + |   |   |   |   |
| <i>Protaphorura cancellata</i> (Gisin, 1956)              | + |   |   |   |   |   |
| <i>Protaphorura pannonica</i> (Haybach, 1960)             |   |   |   |   | + |   |
| <i>Protaphorura pseudocellata</i> (Naglitsh, 1962)        |   |   | + |   |   |   |
| <i>Protaphorura saltuaria</i> Pomorski & Kaprus', 2007    | + | + | + | + | + | + |
| <i>Protaphorura subarmata</i> (Gisin, 1957)               | + | + | + | + | + | + |
| <i>Protaphorura subuliginata</i> (Gisin, 1956)            |   |   |   |   |   | + |
| <i>Protaphorura tetragrammata</i> (Gisin, 1964)           | + | + |   |   |   | + |
| <i>Protaphorura</i> cf. <i>janosik</i> Weiner, 1990       |   |   |   |   |   | + |
| <i>Protaphorura</i> cf. <i>cancellata</i> (Gisin, 1956)   |   |   |   |   |   | + |
| <i>Orthonychiurus rectopapillatus</i> (Stach, 1933)       | + | + | + | + | + | + |
| <i>Onychiuroides bureschi</i> (Handschin, 1928)           | + | + | + |   |   | + |
| <i>Onychiuroides igori</i> Pomorski, 2006                 | + | + |   |   |   | + |
| <i>Onychiuroides granulosus</i> (Stach, 1930)             | + |   | + |   |   | + |
| <i>Onychiuroides hrabei</i> (Rusek, 1963)                 |   |   |   |   |   | + |
| <i>Deharvengiurus denisi</i> (Stach, 1934)                | + |   | + |   |   |   |
| <i>Deuteraphorura nervosa</i> (Stach, 1954)               |   |   | + | + |   |   |
| <i>Deuteraphorura silesiaca</i> (Dunger, 1977)            |   |   |   |   |   | + |
| <i>Deuteraphorura variabilis</i> (Stach, 1954)            | + |   |   |   |   | + |
| <i>Deuteraphorura</i> cf. <i>silesiaca</i> (Dunger, 1977) |   |   |   |   |   | + |
| <b>TULLBERGIIDAE</b> Bagnall, 1935                        |   |   |   |   |   |   |
| <i>Mesaphorura hylophila</i> Rusek, 1982                  | + | + | + |   |   |   |
| <i>Mesaphorura italica</i> Rusek, 1971                    | + | + | + | + |   |   |
| <i>Mesaphorura macrochaeta</i> Rusek, 1976                | + | + | + |   |   | + |
| <i>Mesaphorura sylvatica</i> Rusek, 1971                  | + | + | + |   |   |   |
| <i>Mesaphorura tenuisensillata</i> Rusek, 1974            | + | + | + | + | + |   |
| <i>Mesaphorura yosii</i> (Rusek, 1967)                    | + |   | + |   |   |   |
| <i>Metaphorura affinis</i> (Börner, 1902)                 | + |   |   |   |   |   |
| <i>Stenaphorura quadrispina</i> (Börner, 1901)            | + | + |   |   |   |   |
| <b>ISOTOMIDAE</b> Schäffer, 1896                          |   |   |   |   |   |   |
| <i>Tetracanthella brevifurca</i> Stach, 1929              |   |   | + | + |   |   |
| <i>Tetracanthella fjellbergi</i> Deharveng, 1987          | + | + | + | + | + |   |
| <i>Tetracanthella ksenemani</i> Nosek, 1964               | + | + | + | + | + |   |
| <i>Tetracanthella montana</i> Stach, 1947                 | + | + |   | + |   |   |

Продовження таблиці

| 1   | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| <i>Tetracanthella pilosa</i> Schött, 1891                   | + |   | + |   |   |   |
| <i>Tetracanthella ignisiana</i> Danyi et Traser, 2008       |   |   |   | + | + |   |
| <i>Hydroisotoma schaefferi</i> (Krausbauer, 1898)           | + | + | + | + |   |   |
| <i>Anurophorus cuspidatus</i> Stach, 1920                   | + |   |   |   |   |   |
| <i>Anurophorus laricis</i> Nicolet, 1842                    | + | + | + | + | + |   |
| <i>Anurophorus septentrionalis</i> Palissa, 1966            |   |   | + |   |   |   |
| <i>Pseudanurophorus binoculatus</i> Kseneman, 1934          | + |   | + | + | + |   |
| <i>Subisotoma pusilla</i> (Schäffer, 1900)                  | + |   | + |   |   |   |
| <i>Subisotoma pomorskii</i> Potapov et al., 2009            | + |   |   |   |   |   |
| <i>Folsomia albens</i> Kapruš & Potapov, 1999               | + | + |   |   |   | + |
| <i>Folsomia alpina</i> Kseneman, 1936                       |   | + |   | + |   |   |
| <i>Folsomia candida</i> Willem, 1902                        | + |   | + |   | + | + |
| <i>Folsomia fimetaria</i> (Linnaeus, 1758)                  | + |   | + |   |   | + |
| <i>Folsomia fimetarioides</i> (Axelson, 1903)               |   | + | + |   |   |   |
| <i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg, 1871)              | + |   | + | + | + | + |
| <i>Folsomia inoculata</i> Stach, 1947                       | + | + | + |   |   |   |
| <i>Folsomia ksenemani</i> Stach, 1947                       | + | + | + |   |   |   |
| <i>Folsomia lawrensei</i> Rusek, 1984                       | + |   |   |   |   | + |
| <i>Folsomia manolachei</i> Bagnal, 1939                     | + | + | + | + | + | + |
| <i>Folsomia martynovae</i> Martynova, 1973                  | + |   |   |   |   |   |
| <i>Folsomia penicula</i> Bagnal, 1939                       | + | + | + | + | + | + |
| <i>Folsomia sensibilis</i> Kseneman, 1936                   | + | + | + | + | + |   |
| <i>Folsomia spinosa</i> Kseneman, 1936                      | + |   | + |   |   | + |
| <i>Folsomia strenzkei</i> Nosek, 1963                       | + |   | + |   |   |   |
| <i>Folsomia</i> . cf. <i>kurushica</i> Potapov et al., 2001 |   |   |   | + | + |   |
| <i>Proisotoma brevidens</i> Stach, 1947                     |   |   | + |   |   |   |
| <i>Proisotoma minima</i> Absolon, 1901                      | + | + | + | + |   |   |
| <i>Proisotoma minuta</i> (Tullberg, 1871)                   | + | + | + | + |   |   |
| <i>Proisotoma tenella</i> (Reuter, 1895)                    |   |   | + |   |   |   |
| <i>Pachyotoma crassicauda</i> (Tullberg, 1871)              | + |   |   |   |   |   |
| <i>Pachyotoma granulata</i> (Stach, 1947)                   | + | + | + | + | + |   |
| <i>Pachyotoma recta</i> (Stach, 1929)                       |   |   | + |   |   |   |
| <i>Pachyotoma cf. recta</i> (Stach, 1929)                   |   |   |   | + |   |   |
| <i>Ballistura schoetti</i> (Dalla Torre, 1895)              | + | + |   |   |   |   |
| <i>Cryptopygus bipunctatus</i> (Axelson, 1903)              | + | + | + |   |   |   |
| <i>Isotomiella minor</i> (Schäffer, 1895)                   | + | + | + | + | + | + |
| <i>Isotomiella</i> sp.                                      |   |   |   |   |   | + |

Продовження таблиці

| 1   | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| <i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer, 1896)        | + | + | + | + | + | + |
| <i>Desoria blekeni</i> (Leinaas, 1980)              | + | + |   |   |   |   |
| <i>Desoria blufusata</i> (Fjellberg, 1978)          | + | + | + |   |   |   |
| <i>Desoria divergens</i> (Axelson, 1900)            |   | + | + |   |   |   |
| <i>Desoria fennica</i> (Reuter, 1895)               | + | + | + | + |   |   |
| <i>Desoria hiemalis</i> (Schött, 1893)              |   |   | + | + | + |   |
| <i>Desoria germanica</i> (Hüther & Winter, 1961)    | + | + |   |   |   |   |
| <i>Desoria nivalis</i> (Carl, 1910)                 | + |   | + | + | + |   |
| <i>Desoria nivea</i> (Schäffer, 1896)               | + |   | + |   |   |   |
| <i>Desoria neglecta</i> (Schäffer, 1900)            |   |   | + |   |   |   |
| <i>Desoria olivacea</i> (Tullberg, 1871)            | + | + | + | + | + | + |
| <i>Desoria propinqua</i> (Axelson, 1902)            | + |   |   |   |   | + |
| <i>Desoria tigrina</i> Nicolet, 1842                | + | + | + | + |   | + |
| <i>Desoria trispinata</i> (Mac Gillivray, 1896)     | + | + |   |   |   | + |
| <i>Desoria violacea</i> (Tullberg, 1876)            | + | + | + | + | + |   |
| <i>Isotoma anglicana</i> Lubbock, (1873)            |   |   |   | + |   |   |
| <i>Isotoma viridis</i> Bourlet, 1895                | + | + | + | + | + |   |
| <i>Isotomurus alticolus</i> (Carl, 1946)            |   |   | + | + |   |   |
| <i>Isotomurus palliceps</i> (Uzel, 1891)            | + |   | + | + |   |   |
| <i>Isotomurus palustris</i> (Müller, 1776)          | + |   |   | + |   | + |
| <i>Isotomurus plumosus</i> Bagnall, 1940            | + |   | + | + | + |   |
| <i>Isotomurus stuxbergi</i> (Tullberg, 1876)        |   |   | + | + |   |   |
| <i>Vertagopus arboreus</i> (Linnaeus, 1758)         |   |   | + |   |   |   |
| <i>Vertagopus cinereus</i> (Nicolet, 1841)          | + | + |   |   |   |   |
| <i>Vertagopus westerlundii</i> (Reuter, 1897)       |   |   | + | + |   |   |
| <i>Pseudisotoma sensibilis</i> Tullberg, 1876       | + | + | + | + | + |   |
| <i>Pseudisotoma monochaeta</i> (Kos, 1942)          |   |   | + | + | + |   |
| <i>Marisotoma tenuicornis</i> (Axelson, 1903)       |   |   | + |   |   |   |
| <b>ONCOPODURIDAE</b> Carl & Lebedinsky, 1905        |   |   |   |   |   |   |
| <i>Oncopodura crassicornis</i> Schoebotham, 1911    | + | + |   | + |   | + |
| <b>TOMOCERIDAE</b> Schäffer, 1896                   |   |   |   |   |   |   |
| <i>Pogonognathellus flavescens</i> (Tullberg, 1871) | + | + | + | + | + | + |
| <i>Pogonognathellus longicornis</i> (Müller, 1776)  | + | + | + |   |   |   |
| <i>Tomocerus vulgaris</i> (Tullberg, 1871)          | + | + | + |   |   | + |
| <i>Tomocerus minor</i> (Lubbock, 1862)              | + | + | + | + | + | + |
| <i>Tomocerina minuta</i> (Tullberg, 1876)           | + | + | + | + | + | + |
| <i>Plutomurus carpaticus</i> Rusek & Weiner, 1978   | + | + | + | + |   | + |

Продовження таблиці

| 1   | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| <b>ENTOMOBRYIDAE</b> Schött, 1891                         |   |   |   |   |   |   |
| <i>Orchesella alticola</i> Uzel, 1980                     |   |   | + | + | + |   |
| <i>Orchesella angustistrigata</i> Stach, 1960             |   |   | + | + |   |   |
| <i>Orchesella bifasciata</i> Nicolet, 1842                | + | + | + | + | + |   |
| <i>Orchesella cincta</i> (Linnaeus, 1758)                 | + | + |   |   |   |   |
| <i>Orchesella disjuncta</i> Stach, 1960                   | + |   | + | + | + |   |
| <i>Orchesella flavescens</i> (Bourlet, 1839)              | + | + | + | + |   | + |
| <i>Orchesella maculosa</i> Ionesco, 1915                  |   |   | + | + |   |   |
| <i>Orchesella multifasciata</i> Scherbakow, 1898          | + |   |   |   |   |   |
| <i>Orchesella pseudobifasciata</i> Stach, 1960            | + | + |   |   |   |   |
| <i>Orchesella spectabilis</i> Tullberg, 1871              | + | + |   |   |   |   |
| <i>Orchesella viridilutea</i> Stach, 1937                 |   |   | + | + | + |   |
| <i>Heteromurus nitidus</i> (Templeton, 1835)              | + | + |   |   |   | + |
| <i>Entomobrya corticalis</i> (Nicolet, 1841)              |   |   |   | + |   |   |
| <i>Entomobrya lanuginosa</i> (Nicolet, 1841)              | + | + | + | + | + |   |
| <i>Entomobrya marginata</i> (Tullberg, 1871)              | + | + | + | + |   | + |
| <i>Entomobrya multifasciata</i> (Tullberg, 1871)          | + | + | + |   |   |   |
| <i>Entomobrya muscorum</i> (Nicolet, 1841)                | + |   |   |   |   |   |
| <i>Entomobrya nivalis</i> (Linnaeus, 1758)                | + | + | + | + | + |   |
| <i>Entomobrya puncteola</i> Usel, 1891                    | + | + |   |   |   |   |
| <i>Entomobrya quinquelineata</i> Börner, 1901             | + | + |   |   |   |   |
| <i>Entomobrya violaceolineata</i> Stach, 1963             |   |   |   | + |   |   |
| <i>Entomobrya superba</i> Reuter, 1876                    | + |   |   |   |   |   |
| <i>Willowsia buski</i> (Lubbock, 1869)                    | + | + | + | + |   |   |
| <i>Willowsia nigromaculata</i> (Lubbock, 1873)            | + | + | + | + |   |   |
| <i>Lepidocyrtus lanuginosus</i> (Gmelin, 1788)            | + | + | + | + | + | + |
| <i>Lepidocyrtus cyaneus</i> Tullberg, 1871                | + | + | + | + | + | + |
| <i>Lepidocyrtus curvicollis</i> (Bourlet, 1839)           | + | + | + | + |   | + |
| <i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius, 1775)            | + | + | + | + | + | + |
| <i>Lepidocyrtus nigrescens</i> Szeptycki, 1967            | + | + |   |   |   |   |
| <i>Lepidocyrtus paradoxus</i> Usel, 1890                  | + | + | + |   |   |   |
| <i>Lepidocyrtus peisonis</i> Traser & Christian, 1992     | + | + |   |   |   |   |
| <i>Lepidocyrtus ruber</i> Schött, 1902                    | + |   | + | + |   |   |
| <i>Lepidocyrtus violaceus</i> (Geoffroy, 1762)            | + | + | + | + |   |   |
| <i>Lepidocyrtus</i> cf. <i>violaceus</i> (Geoffroy, 1762) |   |   |   | + | + |   |
| <i>Pseudosinella alba</i> (Packard, 1873)                 | + | + |   |   |   | + |
| <i>Pseudosinella immaculata</i> (Lie-Pettersen, 1896)     | + | + | + |   |   | + |

Продовження таблиці

| 1   | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| <i>Pseudosinella horaki</i> Rusek, 1986                         | + | + | + | + | + | + |
| <i>Pseudosinella ksenemani</i> (Gisin, 1944)                    | + |   |   |   |   |   |
| <i>Pseudosinella octopunctata</i> Börner, 1901                  | + | + |   |   |   |   |
| <i>Pseudosinella petterseni</i> Börner, 1901                    |   |   |   |   |   | + |
| <i>Pseudosinella sexoculata</i> Schöt, 1902                     | + | + |   |   |   |   |
| <i>Pseudosinella</i> cf. <i>larisae</i> Gama et Busmachiu, 2002 | + |   | + |   |   |   |
| <i>Seira domestica</i> (Nicolet, 1841)                          | + | + |   |   |   |   |
| <b>PARONELLIDAE</b> Börner, 1913                                |   |   |   |   |   |   |
| <i>Cyphoderus albinus</i> Nicolet, 1842                         | + |   |   |   |   |   |
| <i>Cyphoderus bidenticulatus</i> (Parona, 1888)                 | + |   |   |   |   |   |
| <b>NEELIDAE</b> Folsom, 1896                                    |   |   |   |   |   |   |
| <i>Megalothorax incertus</i> Börner, 1903                       |   |   |   |   |   | + |
| <i>Megalothorax minimus</i> Willem, 1900                        | + | + | + | + | + | + |
| <i>Neelus murinus</i> Folsom, 1896                              | + | + | + |   |   | + |
| <i>Neelides minutus</i> (Folsom, 1901)                          | + | + | + |   |   | + |
| <b>SMINTHURIDIDAE</b> Börner, 1906                              |   |   |   |   |   |   |
| <i>Sminthurides aquaticus</i> (Bourlet, 1843)                   |   |   | + | + |   |   |
| <i>Sminthurides malmgreni</i> (Tullberg, 1876)                  |   |   | + | + |   |   |
| <i>Sminthurides pseudassimilis</i> Stach, 1956                  | + |   |   |   |   |   |
| <i>Sminthurides schoetti</i> (Axelson, 1903)                    |   |   | + | + | + |   |
| <i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer, 1898)                    | + | + | + | + | + |   |
| <i>Stenacidia violacea violacea</i> (Reuter, 1881)              |   |   | + |   |   |   |
| <b>ARRHOPALITIDAE</b> Richards, 1968                            |   |   |   |   |   |   |
| <i>Arrhopalites caecus</i> (Tullberg, 1871)                     | + |   |   |   |   | + |
| <i>Pygmarrhopalites bifidus</i> Stach, 1945                     |   |   |   |   |   | + |
| <i>Pygmarrhopalites carpathicus</i> Vargovich, 1999             |   |   |   |   |   | + |
| <i>Pygmarrhopalites gisini</i> Nosek, 1961                      | + |   | + | + |   |   |
| <i>Pygmarrhopalites kristiani</i> Vargovich, 2005               |   |   |   |   |   | + |
| <i>Pygmarrhopalites principalis</i> Stach, 1945                 | + | + | + | + | + |   |
| <i>Pygmarrhopalites pygmaeus</i> (Wankel, 1860)                 |   |   |   |   |   | + |
| <i>Pygmarrhopalites secundarius</i> Gisin, 1958                 | + | + | + |   |   |   |
| <i>Pygmarrhopalites sericus</i> Gisin, 1947                     |   |   |   | + |   |   |
| <i>Pygmarrhopalites spinosus</i> Rusek, 1967                    | + | + | + |   |   |   |
| <i>Pygmarrhopalites terricola</i> Gisin, 1958                   | + | + | + | + |   | + |
| <i>Pygmarrhopalites</i> cf. <i>ornatus</i> Stach                |   |   |   | + |   | + |
| <i>Pygmarrhopalites</i> cf. <i>pygmaeus</i> (Wankel, 1860)      |   |   |   |   |   | + |
| <i>Pygmarrhopalites</i> cf. <i>canzianus</i> (Stach, 1945)      |   |   |   |   |   | + |

Закінчення таблиці

| 1  | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|--|---|---|---|---|---|---|
| <b>KATIANNIDAE</b> Börner, 1913                          |   |   |   |   |   |   |
| <i>Sminthurinus aureus</i> (Lubbock, 1862)               | + | + | + | + | + |   |
| <i>Sminthurinus bimaculatus</i> (Axelson, 1902)          |   |   | + | + |   |   |
| <i>Sminthurinus domesticus</i> Gisin, 1963               | + |   |   |   |   |   |
| <i>Sminthurinus gisini</i> Gama, 1965                    | + | + | + |   |   |   |
| <i>Sminthurinus elegans</i> (Fitch, 1863)                | + |   |   |   |   |   |
| <i>Sminthurinus niger</i> (Lubbock, 1868)                | + | + | + | + | + | + |
| <b>DICYRTOMIDAE</b> Börner, 1906                         |   |   |   |   |   |   |
| <i>Dicyrtoma fusca</i> (Lubbock, 1873)                   | + | + | + |   |   | + |
| <i>Dicyrtomina minuta</i> (Fabricius, 1783)              | + | + | + | + |   |   |
| <i>Dicyrtomina ornata</i> (Nicolet, 1842)                | + | + | + | + |   |   |
| <i>Dicyrtomina signata</i> Stach, 1920                   | + |   |   |   |   |   |
| <i>Ptenothrix atra</i> (Linnaeus, 1758)                  | + |   |   | + |   | + |
| <i>Ptenothrix setosa</i> (Krausbauer, 1898)              | + | + | + |   |   |   |
| <b>SMINTHURIDAE</b> Lubbock, 1862                        |   |   |   |   |   |   |
| <i>Allacma fusca</i> (Linnaeus, 1758)                    | + | + | + | + | + |   |
| <i>Caprainea marginata</i> (Schött, 1893)                | + | + | + | + |   | + |
| <i>Lipothrix lubbocki</i> (Tullberg, 1872)               | + | + | + | + |   |   |
| <i>Sminthurus multipunctatus</i> Schäffer, 1897          | + |   |   | + |   |   |
| <i>Sminthurus nigromaculatus</i> (Tullberg, 1871)        |   |   | + | + |   |   |
| <i>Sminthurus viridis</i> (Linnaeus, 1758)               | + |   | + | + | + |   |
| <i>Spatulosminthurus flaviceps</i> Tullberg, 1871        | + |   | + | + |   |   |
| <i>Spatulosminthurus guthriei guthriei</i> (Stach, 1920) |   |   | + | + |   |   |
| <b>BOURLETIELLIDAE</b> Börner, 1912                      |   |   |   |   |   |   |
| <i>Deuterosminthurus pallipes</i> (Bourlet, 1842)        | + | + | + | + |   |   |
| <i>Deuterosminthurus bicinctus</i> (Koch, 1840)          | + | + | + | + |   |   |
| <i>Heterosminthurus insignis</i> (Reuter, 1876)          | + | + | + |   |   |   |
| <i>Heterosminthurus linnaniemi</i> (Stach, 1920)         | + |   |   |   |   |   |

Примітка. Рослинні пояси: I – букових лісів (Ia – смуга чистих букових, Ib – смуга ялицево-букових), II – ялинових лісів, III – субальпійський, IV – альпійський; V – печери.

асамблей. Лише для фауністично збідненого комплексу колембол альпійського поясу, що сформований у екстремальніших кліматичних умовах, порівняно з нижніми поясами рослинності, характерні найвищі рівні домінування окремих видів, що відповідає правилу «компенсації чисельністю низького видового багатства» [16]. Це зближує високігірні асамблеї Карпат з високоширотними аналогами [19]. Показник середньої щільності населення ногохвісток демонструє тенденцію до кількарязового збільшення у висотному градієнті умов (табл. 2). Загалом чисельність

низькогірних лісових асамблей є значно меншою ніж високогірно-лісових та субальпійсько-альпійських.

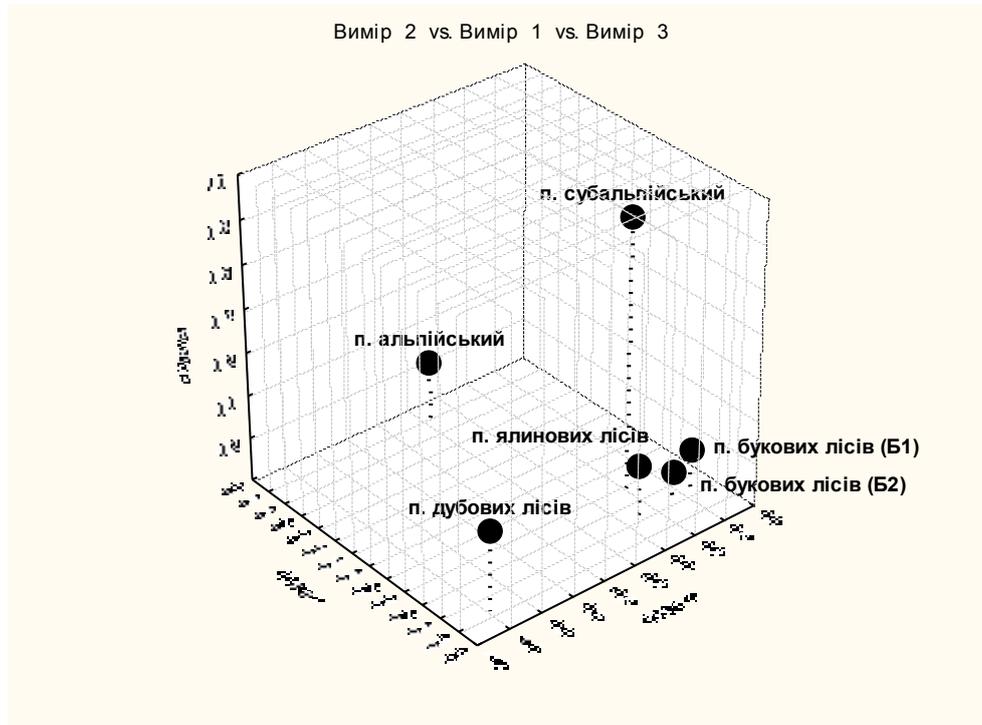


Рис. 1. Ординація висотних поясів Українських Карпат на основі аналізу асамблей колембол за методом багатомірного шкалювання. Б1 – смуга чистих букових Б2 – смуга ялицево-букових лісів.

Зазначена висотна тенденція зміни загальної чисельності відображає трансональну динаміку цього показника на європейському широтному градієнті. Встановлено, що якісний склад домінуючих видів є відмінним у різних гірських поясах. Лише два види *I. minor* і *I. manolachei* домінують одночасно на всіх гіпсометричних рівнях. Решта 17 форм колембол мають виражені екологічні обмеження і є масовими у вузькому діапазоні висотних умов. Зокрема, в лісових поясах рослинності домінує 11 переважно еврибіонтних або широколісових видів колембол, серед яких лише *O. rectopapillatus* і *F. handschini* пов'язані з гірсько-карпатськими біотопами. У субальпійському поясі до складу масових додаються п'ять інших видів, що не виявлені у складі домінуючого ядра на нижчих гіпсометричних рівнях. Причому, два з них (*D. hiemalis*, *P. sensibilis*) екологічно пов'язані з бореальними лісами. І, нарешті, на альпійських луках специфічним супердомінантом виступає карпато-монтанний *T. ksenemani* поряд з двома видами чисельно приуроченими до високогір'я та двома еврибіонтами.

Таблиця 2

**Видовий склад і відносна чисельність (у % від середньої щільності досліджених асамблей) домінантних видів колембол рослинних поясів Українських Карпат**

| Вид   | Рослинні пояси  |                  |                  |                  |                  |                  |
|---|-----------------|------------------|------------------|------------------|------------------|------------------|
|   | А               | Б1               | Б2               | В                | Г                | Д                |
| <i>Tetracanthella ksenemani</i> Nosek, 1964         |                 |                  |                  |                  |                  | 49               |
| <i>Pseudisotoma sensibilis</i> Tullberg, 1876       |                 | 0,2              | 0,9              | 1,2              | 15               | 16               |
| <i>Shoettella ununguiculata</i> (Tullberg, 1869)    |                 | 0,1              |                  | 1,3              | 3,2              | 2                |
| <i>Heteraphorura variotuberculata</i> (Stach, 1934) | 0,1             | 0,7              | 0,4              | 2,3              | 4,2              |                  |
| <i>Tetracanthella fjellbergi</i> Deharveng, 1987    |                 |                  |                  | 0,1              | 3,4              |                  |
| <i>Desoria hiemalis</i> (Schött, 1893)              |                 |                  |                  | 1,6              | 4,4              | 0,3              |
| <i>Friesea handschini</i> Kseneman, 1938            |                 | 2,2              | 1,4              | 3,7              | 9,2              | 4,4              |
| <i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg, 1871)      | 1,6             | 1,1              | 0,1              | 3,8              | 4,3              | 0,8              |
| <i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius, 1775)      | 1,5             | 3,2              | 3,8              | 1,4              | 3,4              | 0,9              |
| <i>Protaphorura subarmata</i> (Gisin, 1957)         | 0,1             | 3,4              | 4,2              | 1,4              | 4,1              | 1,4              |
| <i>Tomocerina minuta</i> (Tullberg, 1876)           | 1,7             | 5,3              | 5,3              | 5,3              | 2,4              |                  |
| <i>Megalothorax minimus</i> Willem, 1900            | 1,2             | 3,3              | 3,8              | 4,8              | 1,2              | 0,3              |
| <i>Protaphorura armata</i> (Tullberg, 1869)         | 1               | 5,8              | 3,4              | 4,5              | 0,2              | 0,1              |
| <i>Orthonychiurus rectopapillatus</i> (Stach, 1933) | 0,4             | 3,3              | 5,6              | 0,1              | 0,5              | 0,2              |
| <i>Folsomia penicula</i> Bagnal, 1939               | 10,9            | 1,6              | 2                |                  |                  |                  |
| <i>Pseudosinella horaki</i> Rusek, 1986             | 3,2             | 3,8              | 3,6              | 1                | 0,2              | 0,1              |
| <i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer, 1896)        | 16,8            | 3,3              | 6,7              | 0,5              | 0,3              |                  |
| <i>Isotomiella minor</i> (Schäffer, 1895)           | 3,1             | 14               | 13,8             | 17               | 6,7              | 5,5              |
| <i>Folsomia manolachei</i> Bagnal, 1939             | 34              | 12               | 12,2             | 27               | 16               | 14               |
| <b>Сумарна частка домінантів</b>                    | <b>75,6</b>     | <b>63,3</b>      | <b>67,2</b>      | <b>77,0</b>      | <b>78,7</b>      | <b>95,0</b>      |
| <b>Загальна кількість видів, охоплених аналізом</b> | <b>81</b>       | <b>100</b>       | <b>90</b>        | <b>98</b>        | <b>76</b>        | <b>50</b>        |
| <b>Середня щільність, тис. екз./м<sup>2</sup></b>   | <b>7,2</b>      | <b>23,7</b>      | <b>28,2</b>      | <b>46,9</b>      | <b>34,6</b>      | <b>60,7</b>      |
| <b>Діапазон щільності, тис. екз./м<sup>2</sup></b>  | <b>4,1</b><br>- | <b>16,8</b><br>- | <b>13,1</b><br>- | <b>38,3</b><br>- | <b>15,1</b><br>- | <b>18,7</b><br>- |
|   | <b>10,0</b>     | <b>35,1</b>      | <b>54,7</b>      | <b>52,7</b>      | <b>54,1</b>      | <b>151</b>       |

Примітка. А – передгірних дубових лісів, Б – букових лісів (Б1 – смуга чистих букових, Б2 – смуга ялицево-букових), В – ялинових лісів, Г – субальпійський, Д – альпійський. Сірим кольором виділені значення відносної чисельності, що рівні або вищі ніж 3,2% від загальної.

Для аналізу висотного приурочення колембол залучили лише 231 вид ногохвісток, відносна чисельність яких була більшою ніж 0,1% від загальної. За матеріалами проведеної роботи виділено чотири типи висотно-поясного розподілу колембол, що відповідають вертикальній поясності Східних Карпат (рис. 2).

1) *Карпатогіпермонтанний (карпатоальпійський)*. Екологічний оптимум гірського ареалу видів спостерігається в альпійському поясі. Однак, у деяких колембол із цього ареалогічного комплексу зберігаються високі показники чисельності й частоти трапляння і на нижчому гіпсометричному рівні в умовах субальпійського поясу та на верхній межі лісу. Сюди належать також види, які виявлені поодинокі у межах альпіки, але поки-що не відмічені за її межами.

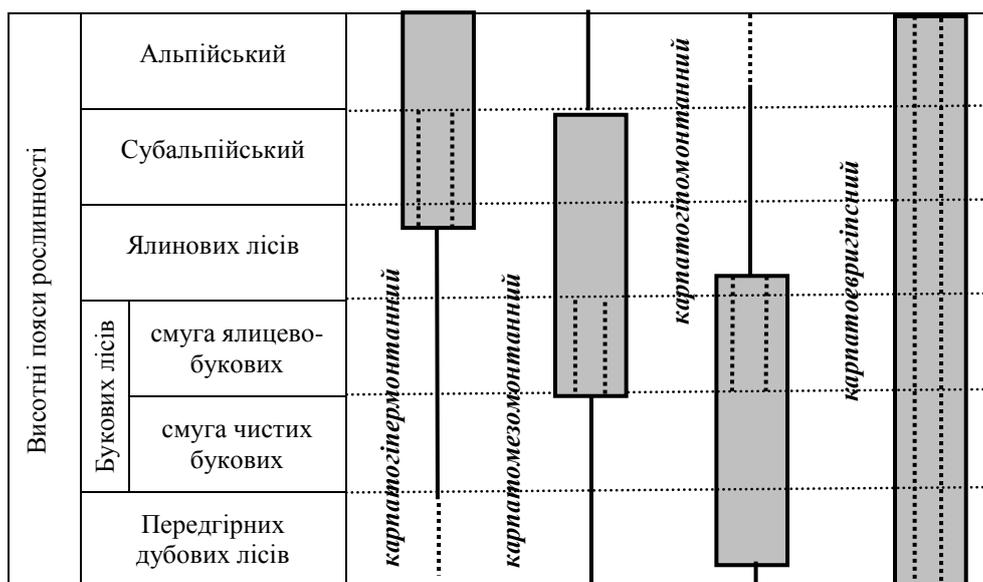


Рис. 2. Генералізована схема основних типів висотно-поясного розподілу колембол в Українських Карпатах. Товщина сірої смуги відповідає відносній чисельності видів (■ – екологічний оптимум ареалу; ▨ – зниження або варіювання чисельності; - - - - - – спорадично).

2) *Карпато мезомонтанний*. Види, яким характерна найвища чисельність у поясах ялинових лісів і субальпійському або які виявлені поодинокі лише на цих висотах. Деякі з них можуть локально досягати високої чисельності в ценоасамблеях верхньої частини поясу букових лісів та на альпійських луках.

3) *Карпатогіпомонтанний*. Види які вирізняються високою чисельністю або спорадичним траплянням у низькогірних і передгірних біотопах. Для них ценотичний оптимум ареалу знаходиться у поясах передгірних дубових і низькогірних букових лісів. Окремі форми ногохвісток з цієї групи досягають підвищеної чисельності в локальних умовах ялинового поясу і навіть проникають у субальпіку, але трапляються там спорадично.

4) *Карпатоєвргіпський*. До цієї групи відносяться види, що зберігають високу чисельність уздовж всього висотного градієнту умов в Карпатах, локально на різних гіпсометричних рівнях або в крайніх екологічних умовах базальних і термінальних поясів рослинності одночасно.

До першої групи увійшло 16 видів ногохвісток або близько 7% від залучених до аналізу видів. Вона є досить гетерогенною з огляду на різну ландшафтно-зональну

приуроченість колембол. Окрім характерних гірських видів *T. ksenemani*, *T. ignisiana*, *H. szeptyckii*, *F. handschini*, *O. viridilutea*, *O. alticola*, температурно-лісових *P. sensibilis* і *P. pannonica* сюди входять також полізональні *S. viridis*, *F. candida*, *S. ununguiculata* та ін., а також 3 форми ймовірно нові для науки. В складі карпатоальпійської групи не виявлено справжніх високоширотних (бореальних, арктичних) колембол. Цікаво відмітити, що більше ніж дві третини гіпермонтанних видів ногохвісток належать до родин Isotomidae і Hurogasturidae, які також переважають за видовим різноманіттям у високих широтах.

Не менш строкатою у зональному відношенні є друга група, до якої за результатами проведеного аналізу увійшло 52 види, або 22,4% різноманіття. Крім типових гірських, температурно-лісових, лісостепових і полізональних колембол, до групи мезомонтанних входять п'ять бореальних або борео-монтанних (*D. hiemalis*, *M. absoloni*, *M. granulata*, *D. nervosa*, *F. fimetarioides*) і два неморальних види (*S. ruta*, *S. tyverica*). Це частково зближує даний висотний комплекс колембол як з бореальними так і неморальними лісами. Причому, бореальні зв'язки проявляються сильніше ніж неморальні. Варто також підкреслити, що у карпатомезомонтанній групі ногохвісток, у порівнянні з карпатоальпійською, різко збільшується кількість гірських видів (до 21) на тлі зменшення – полізональних (до 4).

Гіпомонтанний комплекс є таксономічно найбагатшим і включає 138 видів (59,5% дослідженого різноманіття). Він відрізняється від мезомонтанного збільшенням у своєму складі відносної частки представників неморально-лісової (21,7%) та полізональної (21%) широтних груп і зменшенням – бореальних (4,3%) і монтанних (14,5%) елементів, що обумовлено межуванням з зоною широколистяних лісів. Крім того, особливістю низькогірного комплексу є помітна представленість степових і лісостепових форм (сумарно 15,9%), більшість з яких не піднімаються у гори вище поясу букових лісів.

І, нарешті, група карпатоєврігійських колембол представлена переважно полізональними формами ногохвісток, а також кількома температурно-лісовими, бореальними, неморальними і лісостеповими (всього 25 видів, 10,8% різноманіття), які можуть зберігати приуроченість до різних екологічних умов на дослідженому висотному градієнті.

## Висновки

Отже, в результаті проведених досліджень, для території Українських Карпат достовірно зафіксовано 303 види ногохвісток, що належать до 89 родів і 19 родин. Серед них у поясі букових лісів сумарно встановлено 235 видів, ялинових – 193, субальпійському – 148 і альпійському – 74. На основі багаторічних спостережень з'ясовано, що лише 19 видів колембол можуть домінувати у різних типах біотопів. Більшість видів ногохвісток за висотним поширенням у дослідженому гірському регіоні є єврігійськими, тобто здатними населяти увесь діапазон висотних умов від передгір'я до високогір'я. Однак, за висотно-поясним розподілом значну частину видів можна розглядати як стеногірські, що приурочені до певних екологічних умов на вертикальному градієнті.

Населення колембол добре відображає особливості екологічного режиму едафотопів у різних висотних поясах рослинності Українських Карпат. Біотопні

преференції окремих видів колембол у висотному градієнті умов не завжди збігаються з їх широтно-зональним розподілом, що може бути спричинено гетерогенністю середовища в гірських регіонах, різкими сезонними змінами абіотичних факторів та локальними особливостями біотичних зв'язків. Однак, загальний тренд зміни показників видового багатства й чисельності за висотним вектором відповідає широтно-зональному. Виділено чотири типи розподілу видів за вертикальним вектором, які відповідають висотній поясності дослідженого регіону: гіпермонтанний, мезомонтанний, гіпомонтанний і евригіпсний.

1. Бабенко А.Б. Ногохвости Западного Пutorана: Фауна и высотная дифференциация населения / А.Б. Бабенко // Зоологический журнал. – 2002. – Т. 81, № 7. – С.779–796.
2. Бабенко А.Б. Ландшафтная хорология коллембол Таймыра. 1. Биотопическое распределение видов / А.Б. Бабенко // Зоологический журнал. – 2003. – Т. 82, № 8. – С.937–952.
3. Брунов В.В. О некоторых фаунистических группах птиц тайги Евразии / В.В. Брунов. – М.: Наука, 1980. – С.217–254.
4. Варгович Р.С. Ногохвостки (Collembola) / Р.С. Варгович // Фауна печер України. Серія: Праці теріологічної школи. – К.: Національний науково-природничий музей НАН України, 2004. – №. 6. – С.53–58.
5. Варгович Р.С. Колемболи (Collembola) печер основних карстових регіонів України (систематика, фауна, екологія) : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.08 "зоологія" / Р.С. Варгович. – К., 2010. – 20 с.
6. Городков К.Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон Европейской части СССР / К.Б. Городков // Ареалы насекомых Европейской части СССР: Атлас. – Л.: Наука, 1984. – С.3–20.
7. Капрусь І.Я. Висотна диференціація таксономічного різноманіття колембол у гірських регіонах України / І.Я. Капрусь // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2010. – Т. 1(8), № 1. – С.235–246.
8. Капрусь І.Я. Порівняльний аналіз фаун Collembola території України / І.Я. Капрусь // Біологічні студії. – 2011. – Т. 5, № 3. – С.135–154.
9. Капрусь І.Я. Каталог колембол (Collembola) і протур (Protura) України / І.Я. Капрусь, Ю.Ю. Шрубович, М.В. Тарашук. – Львів, 2006. – 164 с.
10. Методы почвенно-зоологических исследований / [Под общ. ред. М.С. Гилярова]. – М.: Наука, 1975. – 277 с.
11. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю.А. Песенко. – М.: Наука, 1982. – 287с.
12. Сазонов С.В. Орнитофауна тайги Восточной Фенноскандии. Исторические и зонально-ландшафтные факторы формирования / С.В. Сазонов. – М.: Наука, 2004. – 391 с.
13. Стебаева С.К. Высотные типы населения ногохвосток (Collembola) гор юга Сибири / С.К. Стебаева // Фауна и экология насекомых Сибири. – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1974. – С.191–205.
14. Украинские Карпаты. Природа / [М.А. Голубец, А.Н. Гаврусевич, И.К. Загайкевич и др.] – К.: Наукова думка, 1988. – 208 с.
15. Чернов Ю.И. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа / Ю.И. Чернов // Методы почвенно-зоологических исследований. – М.: Наука, 1975. – С.160–216.
16. Чернов Ю.И. Видовое разнообразие и компенсационные явления в сообществах и биотических системах / Ю.И. Чернов // Зоологический журнал. – 2005. – Т. 84. № 10. – С.1221–1238.
17. Чернов Ю.И. Экология и биогеография. Избранные работы / Ю.И. Чернов. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 580 с.

18. Чернов Ю.И. Ландшафтно-зональное распределение видов арктической биоты / Ю.И. Чернов, Н.В. Матвеева // Успехи современной биологии. – 2002. – Т. 122, № 1. С.26–45.
19. Babenko A. Collembolan assemblages of poplar deserts and subarctic nival communities / A. Babenko // Pedobiologia. – 2000. – Bd. 44. – P.421–429.
20. Bellinger P.F. 1996-2009. Checklist of the Collembola of the World / P.F. Bellinger, K.A. Christiansen, F. Janssens [Electronic resource]. – Режим доступа до ресурсу: <http://www.collembola.org>
21. Nosek J. The investigation on the Apterygota from nests of small mammals in the east Carpathians (Ukrainian SSR) / J. Nosek, S.O. Vysotskaya // Biologické. Práce. – 1973. – Vol. 19, № 5. – P.5–75.
22. Vargovitsh R. *Arrhopalites* (Collembola) from the caves and adits of Transcarpathia (West Ukraine) / R. Vargovich // Fauna jaskyn (Cave Fauna): proceedings of the workshop (East-Slovakian museum in Košice, 20-21 October, 1999) / A. Mock , L. Kovac , M. Fulin (eds.). – Košice, 2000. – P.175–184.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів, e-mail: [i-kaprus@mail.ru](mailto:i-kaprus@mail.ru)

*Капрусь И. Я.*

**Вертикальное распределение и типизация высотных ареалов коллембол в Украинских Карпатах**

Проведено исследование высотно-поясного распределения коллембол в Украинских Карпатах. На основе изучения экологического оптимума ареала видов выделено четыре типа их распределения по вертикальному вектору, которые соответствуют высотной поясности: гипермонтанный, мезомонтанный, гипомонтанный и эвригипсный. В результате критического анализа имеющихся материалов составлен список таксонов коллембол этого региона, включающий 303 вида с 89 родов и 19 семейств.

**Ключевые слова:** *Collembola, хорология, высотное распределение, разнообразие, ареалы*

*Kaprus' I. J.*

**Vertical distribution and typification of high-altitude areas of springtails in the Ukrainian Carpathians**

The study of springtails distribution in the high-altitude belts of vegetation of Ukrainian Carpathians was conducted. Through the study of ecological area optimum of species four types of vertical distribution, which correspond to high-altitude belts were separated: hyper-mountain, meso-mountain, hypo-mountain and evry-mountain. As a result, a critical analysis of available data, a list of Collembola taxa of this region, including 303 species from 89 genera and 19 families was formed.

**Key words:** *Collembola, chorology, altitudinal distribution, diversity, areals*

Національна академія наук України  
Державний природознавчий музей

Наукове видання

**НАУКОВІ ЗАПИСКИ ДЕРЖАВНОГО ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ**

Випуск 29

Научные записки Государственного природоведческого музея  
Proceedings of the State Natural History Museum

Українською, російською та англійською мовами



Головний редактор Ю. М. Чернобай

Комп'ютерний дизайн і верстка В. Б. Різун

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 70×100/16. Обл.-вид. арк. 23.1. Наклад 300 прим.

---

Виготовлення оригінал-макета і друк здійснено в Лабораторії природничої музеології та видавництва Державного природознавчого музею НАН України