

••• ЗООЛОГІЯ ТА ЕКОЛОГІЯ ••• ZOOLOGY AND ECOLOGY •••

УДК: 595.142.3

Форморфы в системе экоморф почвенных животных**А.В.Жуков***Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара (Днепропетровск, Украина)
Zhukov_dnepr@rambler.ru*

Целью работы является установить место форморф почвенных животных в диатропической сети, которая определяется экоморфическими матрицами. Форические связи создают возможность физического транспорта объектов, вещества и энергии как в пределах одного, так и между различными биогеоценозами. Активное передвижение является специфической особенностью животных. Почвенные животные формируют экологические связи, содействуя перенесению других живых организмов, или сами могут использовать других животных или растения для перемещения в пространстве. Некоторые группы почвенных животных или сами выступают как активные агенты передвижения живых организмов по почвенному профилю, или оказывают значительное содействие этому передвижению. С другой стороны, в географическом аспекте расселение почвенных животных на значительные расстояния с помощью собственных приспособлений невозможно. Поэтому более подвижные организмы на поверхности почвы или в воздухе являются активным фактором расселения педобионтов. Характеристикой особенности активного участия почвенного животного в форических связях являются его адаптации к передвижению. Условия передвижения в почве настолько своеобразны, что привели к образованию специальных приспособлений у многих жителей этой среды. Почва как среда обитания требует от живущих в ней животных определенных адаптаций для передвижения. В контексте консортивной организации группировок животных эти адаптации имеют взаимосвязанный характер и с функциональной стороны имеют форетическое значение, на основании чего могут быть выделены экологические группы почвенных животных по признаку их форетических особенностей – форморфы. Форморфическая структура является важным функциональным признаком сообществ почвенных животных, так как предоставляет информацию о преобладающих направлениях форетической активности в соответствующих экологических условиях.

Ключевые слова: *форморфы, экоморфы, почвенная фауна, сообщества животных.*

Форморфи в системі екоморф ґрунтових тварин**О.В.Жуков**

Метою роботи є встановити місце форморф ґрунтових тварин у діатропічній мережі, яка визначається екоморфічними матрицями. Форичні зв'язки створюють можливість фізичного транспорту об'єктів, речовини та енергії як у межах одного, так і між різними біогеоценозами. Активне пересування є специфічною особливістю тварин. Ґрунтові тварини формують екологічні зв'язки, сприяючи перенесенню інших живих організмів, або самі можуть використовувати інших тварин або рослин для поширення у просторі. Деякі групи ґрунтових тварин або самі виступають як активні агенти пересування живих організмів по ґрунтовому профілю, або значно сприяють цьому пересуванню. З іншого боку, у географічному аспекті розселення ґрунтових тварин на значні відстані за допомогою власних пристосувань неможливо. Тому більш рухливі організми на поверхні ґрунту або в повітрі є активним чинником розселення педобіонтів. Характеристикою особливості активної участі ґрунтової тварини у форичних зв'язках є її адаптації до пересування. Умови пересування в ґрунті настільки своєрідні, що привели до утворення спеціальних пристосувань у багатьох мешканців цього середовища. Ґрунт як середовище існування вимагає від живучих у ньому тварин певних адаптацій для пересування. У контексті консортивної організації угруповань тварин ці адаптації мають взаємозалежний характер і з функціонального боку мають форетичне значення, на підставі чого можуть бути виділені екологічні групи ґрунтових тварин за ознакою їх форетичних особливостей – форморфи. Форморфічна структура є важливою функціональною ознакою угруповань ґрунтових тварин, тому що надає інформацію про переважні напрямки форетичної активності у відповідних екологічних умовах.

Ключові слова: *форморфи, екоморфи, ґрунтова фауна, угруповання тварин.*

Phoromorphs in ecomorphs system of soil animals A.V.Zhukov

The aim of the present investigation is to reveal the role of phoromorphs of soil animals in the diatropic network defined by ecomorphic matrixes. Phoric communications create possibility of physical transport of objects, substance and energy both within one and between various biogeocoenoses. Active movement is specific feature of animals. Soil animals form ecological connections, promoting transferring of other live organisms, or can use other animals or plants for moving. Some groups of soil animals or act as active agents of movement of live organisms in a soil profile, or considerably assist this movement. On the other hand, in the geographical aspect moving soil animals on considerable distances by means of own adaptations is not probable. Therefore more mobile organisms on the surface of soil or in the air are the active factor of pedobionts moving. Adaptations for movement are the characteristic feature of active participation of a soil animal in phoric communications. Movement conditions in soil are so original, that have led to formation of special adaptations in many inhabitants of this environment. The soil as an inhabitancy, demands from animals living in it certain adaptations for movement. In the context of consortive organisation of animals groupings these adaptations have the interconnected character and have phoretic value, and ecological groups of soil animals on the basis of their phoretic features – phoromorphs can be allocated. The phoromorphic structure is the important functional feature of communities of soil animals as gives the information on prevailing directions of phoretic activity in corresponding ecological conditions.

Key words: *phoromorphs, ecomorphs, soil fauna, animal community.*

Введение

Экоморфические матрицы являются эффективным инструментом познания почвенной мезофауны (Жуков, 2009). Причина информационной ценности экоморфических матриц состоит в том, что они раскрывают связь животного населения почвы с ведущими экологическими факторами, генетическими особенностями почвообразовательного процесса, растительным покровом, а также указывают на функциональную роль мезофауны. Экоморфы по А.Л.Бельгарду (1950) отражают отношение живых организмов к экологическим факторам. По В.Р.Вильямсу (1947) к космическим факторам принадлежат свет и тепло, а к наземным – вода и пища. Отношение к космическим факторам отражают климаморфы, термоморфы, гелиоморфы растений и животных (Бельгард, 1950; Бельград, Травлеев, 1980; Жуков, 2009; Прокопенко и др., 2008), а также трофоценоморфы и топоморфы животных (Жуков, 2007). Отношение к наземным факторам отражают трофоморфы и гигроморфы. Консорции почвенных животных возникают как сосредоточение функциональной активности живых существ в экологическом гиперпространстве, деятельность которых непосредственно связана с осуществлением биологического кругооборота веществ и потоком энергии (Кунах и др., 2014). Биологический кругооборот определяет особенности структурной и функциональной организации биogeоценозов, а также ход и направление процессов почвообразования. Соответственно основным типам кругооборота веществ происходит структурное оформление функциональных комплексов почвенных животных в виде ценоморфических группировок, которые являются важнейшими консортивными объединениями. В условиях степной зоны в зональных, аazonальных и интразональных биogeоценозах это степные, луговые, лесные и болотные ценоморфы (Жуков, 2009).

В.Н.Беклемишев (1994) назвал земной организм «геомеридой»: «Из каких частей состоит Геомерида? Как тело метазоона не слагается непосредственно из клеток, и человечество из людей, так Геомерида не может непосредственно слагаться из отдельных животных и растений. Между ними и общей организацией Геомериды включены многочисленные промежуточные индивидуальности – большей частью мало индивидуализированные, расплывчатые, нестойкие». Организм и Геомерида состоят из органов, которые имеют форму: «Одно ясно: структура Геомериды, подобно структуре нашего тела, насквозь типична: она слагается из определенных частей, которые в свою очередь представляют комплекс частей следующего порядка» (Беклемишев, 1994). Взаимоотношения в пределах геомериды являются экологическими, поэтому органы геомериды являются экоморфами по А.Л.Бельгарду (1950). Экоморфы разнообразны. Рефрены лежат в основе любого разнообразия, в том числе биологического (Мейен, 1978). Рефрен – повторяющаяся, подчиненная одному правилу преобразования последовательность состояния мерона. Организм имеет органы, свойства, признаки, а таксон (в широком смысле) имеет мероны. Мероном может быть как орган (форма) любых организмов, так и их свойство (функция). Мерон определяется формами и функциями совместно

(Чайковский, 2008). Универсальный характер понятия рефрена позволяет говорить о том, что наблюдаемое разнообразие не хаотично, а образует единую диатропическую сеть. Рефренная упорядоченность разнообразия, или регулярность диасети, называется типологической упорядоченностью и является одним из основных свойств природы – неживой, живой и социальной (Чайковский, 2008). Общность структур объясняется не общностью происхождения, а общностью законов формы (Мейен, 1978). Таким образом, по С.В.Мейену (1978), мерон и рефрен являются компонентами диатропической сети, которая организует в соответствии с законами формы разнообразие, по меньшей мере, живых организмов. Учение А.Л.Бельгарда об экоморфах, которое возникло задолго до представлений С.В.Мейена о диатропике (науке о разнообразии), можно рассматривать как в полной мере диатропическое. В этой связи меронами являются экоморфы, а рефренами – закономерные ряды преобразования экоморф. Например, ценоморфа является мероном, а степанты, сильванты, пратанты и палюданты составляют рефрен. Аналогично в рефренный ряд разлагаются трофоморфы, гигроморфы и гелиоморфы. Диатропическая сеть, к которой принадлежит система экоморф растений, является основанием для расширения этой системы и на животных. Целостный и закономерный характер изменчивости живых организмов в рамках диатропической сети в контексте экоморф нашел свое отражение в представлении об экоморфических матрицах (Жуков, 2010).

В определении свойств биогеоценоза главнейшую роль сыграет растительный покров. Гигроморфическая и трофоценоморфическая структура группировок мезофауны указывают на экологические особенности животного населения почвы в разных типах растительного покрова. Гигроморфы характеризуют предпочтения организмов к градициям режима увлажнения почвы, а трофоморфы (трофоценоморфы животных) – к градициям трофности эдафотопы. Гигроморфы и трофоценоморфы почвенных животных выделяются с помощью изучения дифференциации животного населения в связи с растительным покровом. В отношении вертикальной дифференциации животного населения почв могут быть выделенные топоморфы – подстилочные, почвенные и норные формы. Топоморфы указывают на биогеоценотический ярус, который предпочитается экологической группой, а также на сосредоточение функциональной активности животных. Трофоморфы дифференцируют животное население по признаку способа питания и особенностей трофического влияния на среду существования (Кунах, 2006; Жуков, 2003, 2009).

Экологические группы почвенных животных, которые определены на основе их адаптаций к перемещению в почве и указывают на роль в образовании форических связей, называются форморфами.

Целью нашей работы является установить место форморф почвенных животных в диатропической сети, определенной экоморфическими матрицами.

Методика

В основе работы лежит учение М.С.Гилярова о почве как среде обитания живых организмов (Гиляров, 1949), типологические принципы лесов степной зоны Украины и учение об экоморфах А.Л.Бельграда (1950, 1971), учение о жизненных формах-биоморфах М.П.Акимова (1954), учение С.В.Мейена (1978) о диатропике и законах формы. Сведения о численности и разнообразии почвенных беспозвоночных собраны в результате полевых работ в период 1991–2014 гг. в составе Комплексной экспедиции Днепропетровского университета по изучению лесов степной зоны Украины. Видовое определение дождевых червей проведено по Т.С.Перель (1979), Т.С.Всеволодовой-Перель (1997), О.Н.Кунах и др. (Кунах та ін., 2010). Энхитреиды и пауки определены до уровня семейства. Сенокосцы определены Е.В.Прокопенко (Донецкий национальный университет) по Б.П.Чевризову (1979). Литобиоморфные мононожки определены по Н.Т.Залесской (1978), сколопендроморфные – по Н.Т.Залесской и А.А.Шилейко (1991), геофиломорфные – по Л.Бонато (Bonato, 2005), двупарноногие многоножки – по Н.Г.Черному и С.И.Головачу (1993). Имаго герпетобионтных жуков определены доктором биологических наук А.М.Сумароковым. Личинки насекомых определены по С.И.Медведеву (1952), З.В.Чадаевой (1964), В.Г.Долину (1978), Р.В.Андреевой (1990), О.Н.Кабакову (2006), по М.Г.Кривошеиной (2012). Мокрицы определены по К.Шмольцеру (Schmolzer, 1965), наземные моллюски – по И.М.Лихареву, Е.С.Раммельмейеру (1952) и Н.В.Гураль-Сверловой и Р.И.Гураль (2012).

Результаты и обсуждение

Форические связи создают возможность физического транспорта объектов, вещества и энергии как в пределах одного, так и между различными биогеоценозами. Активное передвижение является специфической особенностью животных (Грей, 2011). Почвенные животные формируют экологические связи, содействуя перенесению других живых организмов, или сами могут использовать других животных или растения для перемещения в пространстве (Жуков, 2009).

Почва как среда обитания требует особых адаптаций для передвижения, но не все животные, даже собственно почвенные, обладают такими специфическими приспособлениями (Гиляров, 1949). Некоторые группы почвенных животных или сами выступают как активные агенты передвижения живых организмов по почвенному профилю, или оказывают значительное содействие этому передвижению. С другой стороны, в географическом аспекте расселение почвенных животных на значительные расстояния с помощью собственных приспособлений невозможно. Поэтому более подвижные организмы на поверхности почвы или в воздухе являются активным фактором расселения педобионтов (Лебедева, Криволицкий, 2003).

Характеристикой особенности активного участия почвенного животного в форических связях являются его адаптации к передвижению (Жуков, 2009).

Передвижение животных в плотной среде осуществляется или при использовании ими естественной скважности среды, или путем раздвигания и дробления ее частей. У животных разных групп, которые живут в почве, в древесине, или других растительных тканях и плотных субстратах, вырабатываются разнообразные морфологические приспособления (Гиляров, 1949). Беспозвоночные, в частности, насекомые, для прокладывания ходов используют конечности, последний брюшной сегмент, части головной капсулы, иногда в них развиваются специальные опорные структуры на брюшных и грудных сегментах. В ряде случаев основную роль в движении животных играет сокращение мускулатуры тела (Стриганова, 1966).

В системе биоморф М.П.Акимова (1954) характер передвижения животных отвечает III порядку топоморф. Почвенные животные в этой системе охарактеризованы как роющие или сверлильщики. Спектр возможных адаптаций педобионтов к передвижению в почве детально был охарактеризован во многих работах почвенно-зоологической школы (Гиляров, 1949, 1960, 1970; Долин, 1961; Кабанов, 1973, 1975, 1977, 1978; Медведев, 1952; Стриганова, 1966).

Порядок I топоморф рабочей системы М.П.Акимова в наибольшей степени отвечает ценоморфам А.Л.Бельгарда (1950), т.е. экологическим группам, обеспечивающим горизонтальную дифференциацию живого покрова. Порядок II отвечает связи с определенными биогоризонтами, т.е. вертикальной дифференциации. Порядок III топоморф отображает особенности освоения животными среды как комбинации горизонтальной и вертикальной пестроты.

С терминологической стороны порядок I топоморф М.П.Акимова следует за А.Л.Бельгардом определять как ценоморфов. Значение пространственной (топической) составной в ценологических связях есть производной, а первичной есть функциональная своеобразность связей, которые формируются в пределах определенного типа кругооборота веществ, чем, собственно, и определяется тип ценоза, или тип кругооборота – лесной, степной, луговой, болотный. Пространственная компонента действует в тех границах, в которых простирается тот или другой ценоз.

Именно пространственная (топическая) компонента является важнейшей для определения порядка II топоморф, поэтому за этим порядком и следует оставить название – «топоморфы». Связь между горизонтальным размещением живого существа в биогеоценозе и ее экологическими особенностями очень сильна.

Порядок III на уровне детализации в системе М.П.Акимова тесно связан с порядком II, поэтому точно отвечает топической детерминации. Таким образом, если животное эдафобионт – то или роющий, или сверлящий, если животное стратобионт – то или бродящий, или бегающий. При более детальной характеристике почвенных животных (или животных из других биогоризонтов) возникает более широкий экологический спектр жизненных форм, а топическая компонента в некоторой степени отходит на задний план, а на первый выходят другие. С точки зрения консортивных связей, порядок III отвечает форическим и фабрическим связям.

Адаптации к передвижению указывают на то, могут ли животные оказывать содействие перемещению других животных, растений или органических веществ, или, наоборот, сами для своего передвижения в слое почвы нуждается в содействии других. Фабрическая компонента также связана с передвижением животных в почве, так как образование ходов является основой активности,

вследствие которой возникают зоогенные формы (дрилосфера, фодересфера, термитники). Фабрическая деятельность почвенных животных тесно связана с трофической. Поэтому порядок III системы М.П.Акимова в наибольшей степени соответствует форическим связям почвенных беспозвоночных.

Экологические группы почвенных животных, которые выделены на основе их адаптаций к передвижению в почве и указывают на роль в образовании форических связей, следует назвать форморфами.

Условия передвижения в почве настолько своеобразны, что привели к образованию специальных приспособлений у многих жителей этой среды (Гиляров, 1949). На основе анализа адаптаций почвенных животных к передвижению со стороны их форической роли нами была предложена концепция форморф почвенных животных, система которых приведена в табл. 1.

Соответственно предложенной системе форморф, почвенных животных можно разделить на два типа форморф – А и В.

Тип А – это форморфы, которые объединяют животных, передвигающихся в почве с помощью использования существующей скважности почвы или полостей в подстилке, без активного прокладывания ходов.

Тип В – это форморфы, которые объединяют животных, передвигающихся в почве с помощью активного прокладывания буровых скважин и ходов.

Каждый из этих типов характеризуется определенными адаптациями, в соответствии с которыми эти типы разделяются на разновидности.

Форморфа А

А. 1 – экологическая группа животных, размеры тела которых меньше, чем размеры скважин в почве.

Как указано в табл. 1, к экологической группе животных, имеющих меньшие размеры тела, чем размеры скважин в почве или полости в подстилке, принадлежат так называемые геогидробионты (Кривоуцкий, 1994). Геогидробионты – это простейшие (Protozoa) и некоторые малые по размерам многоклеточные организмы, которые передвигаются в почве как в водной среде, используя пленки воды для существования и передвижения. Особенностью почвенных форм простейших являются сравнительно меньшие размеры, чем у аналогичных форм из пресных водоемов. Специфических адаптаций к передвижению в почве у геогидробионтов нет (Гиляров, 1949). При передвижении эти животные используют существующую скважность почвы и пассивное движение воды по профилю почвы. Для ускорения передвижения как в горизонтальном, так и вертикальном направлениях они нуждаются в форической помощи со стороны более активных в локомоционном отношении педобионтов.

Форическая роль этих животных связана с распространением микроорганизмов – грибов и бактерий. Наиболее известная роль нематод как распространителей фитопатогенных микроорганизмов.

Для малых по размерам геоатмобионтов, которые имеют меньшие размеры сравнительно с существующими в почве скважинами, передвижение по скважинам в почве принципиально не отличается от передвижения по поверхности твердого субстрата. Поэтому у таких животных (клещи, ногохвостки, нематоды, тихоходки и прочие) также нет специфических приспособлений к передвижению в почве.

А. 2 – экологическая группа животных, размеры тела которых такие же, или немного больше, чем размеры скважин в почве.

Личинки насекомых, которые используют существующую скважность почвы, имеют преимущественно камподеовидную форму тела. Она очень распространена среди личинок жуков и сетчатокрылых. Главным локомоторным органом таких личинок являются конечности, приспособленные к передвижению по поверхности твердого субстрата. Камподеовидная форма является приспособлением к быстрому передвижению по извилистым и более широким ходам, чем тело животных. Это очень важно, так как личинки, которые имеют такую форму тела, являются преимущественно хищниками. Им необходимо быстро преследовать добычу без затрат времени на прокладывание ходов. Эта группа способна поддерживать существующую скважность почвы. Быстро передвигаются галереями ходов, содействуя распространению бактерий, грибов, простейших, яиц и ювенильных фаз паразитов. Преимущественно являются хищниками, поэтому важным аспектом их активности является форическое выравнивание трофической нагрузки.

Таблица 1.
Адаптации к передвижению, типы локомоции и форическая роль почвенных животных (фороморфы)

Фороморфы		Адаптации	Представители	Форическая роль
Тип	Разновидность			
А. Локомоция с помощью использования существующей скважности почвы или подстилки, без активного прокладывания ходов	1. Размеры тела меньше, чем размеры скважин в почве или полостей в подстилке	Специфических адаптаций нет, передвижение в почвенной среде как по поверхности или как в водной среде	Protozoa, Nematoda, Enchytraeidae, Acari, Micryphantidae, Collembola, личинки Carabidae, Staphilinidae, Neuroptera, Mollusca (микромоллюски – Valonia), Myriapoda и др.	Содействие перенесению грибов и микроорганизмов. Нуждаются в форической помощи от форм, способных активно прокладывать почвенные ходы
	2. Размеры тела такие же или немного больше, чем размер скважин в почве или полостей в подстилке	Червеобразная форма тела, увеличение количества сегментов, укрепление покровов	Enchytraeidae (крупные), Nematoda (крупные), Myriapoda, Elateridae (Cardiophorus), Therevidae	Выравнивание трофической нагрузки и газового режима в почве
	3. Подстилочные формы – размеры тела превышают полости в подстилке	Большие размеры (малая удельная поверхность тела), плотные покровы (раковина моллюсков), способность быстро принимать защитную позицию (сворачиваться в шар, как мокрицы, или скрываться в раковине, как моллюски).	Gastropoda, Myriapoda, Isopoda (Armadillidae, Cylistidae), Silphidae, Carabidae, Linyphiidae, Gnaphosidae, Agelenidae, Lycosidae	Значительная миграционная способность в горизонтальном направлении, межбиогеоценотические форические связи
В. Активное прокладывание буровых скважин и ходов	4. Передвижение с изменением толщины тела	Фиксирующие образования на конце или вдоль всего тела	Lumbricidae, Tipulidae, Limax, Lepidoptera, Tabanidae	Образование галереи ходов (дрилосферы), пригодной для передвижения других животных
	5. Перемещение без изменения толщины тела	Опорные органы на каудальном конце тела, хитинизированный покров, цилиндрическое тело	Личинки Elateridae, Tenebrionidae, Alleculidae, Carabus, Calosoma	Образование системы ходов в твердом субстрате (тяжелые по механическому составу почвы) или в дерновине
	6. Рытье нор с помощью конечностей или ротовых органов	Специализированные для копания конечности	<i>Lethrus apterus</i> , <i>Gryllotalpa gryllotalpa</i> , личинки Tenebrionidae, Alleculidae, имаго Melolonthonae, Coprini, Histeridae, Lycosa, Eresus, Alopecosa, Atypus, Nemesia, позвоночные – <i>Pelobates fuscus</i> , <i>Tapla europaea</i> , Spalax и др.	Образование системы ходов, которую могут использовать другие животные для передвижения или как норы-убежища. Образование фодересферы (землерои из мегафауны)
	7. С-образные личинки	Мягкие складчатые покровы, сильно хитинизированная головная капсула	Личинки Scarabaeidae, Curculionidae, Cerambycidae, Chrisomelidae	Системы ходов не формируются (личинки находятся в почвенной капсуле), но создаются благоприятные условия (рыхление почвы и поедание плотных корней) для передвижения в почве других животных

Энхитреиды, которые принадлежат или к геогидробионтам, или к малым геотатобионтам, на микроуровне выполняют функцию крупных экосистемных инженеров – дождевых червей. Они оказывают содействие аэрации, особенно в слишком увлажненных почвах – перенесение кислорода вглубь почвы и миграция окиси углерода к поверхности. Эта функция по сути форическая, особенно важная в почвах, которые испытывают периодические и кратковременные увлажнения. Энхитреиды, будучи животными, малыми по размерам, являются г-стратегами, в отличие от более крупных дождевых червей – К-стратегов. Жизненная стратегия энхитреид дает возможность быстро и существенно увеличивать свою численность. Периоды быстрого роста численности этих животных связаны со значительным увлажнением почвы, которое может вызвать развитие анаэробных условий в почве. Высокая численность и активность этих мелких червей оказывает содействие активизации миграции газов в почве и выравниванию их концентраций.

С увеличением размеров тела животных почва перестает быть для них только системой скважин и ходов и появляется необходимость в формировании специальных адаптаций к передвижению в почве (Гиляров, 1949).

А. 3 – экологическая группа животных, размеры тела которых больше, чем полости в подстилке.

Крупные герпетобионты, которые живут в подстилке на поверхности почвы или в ее верхних рыхлых слоях, также не имеют специфических адаптаций к передвижению в почве. Их передвижение происходит по поверхности субстрата. Размеры крупных герпетобионтов превышают размеры полостей между почвенными агрегатами или частями подстилки, но плотность этих субстратов незначительная, а сложение – рыхлое, поэтому части легко раздвигаются при локомоции животных. Адаптации этой группы животных связаны с экстремальным характером поверхности почвы и подстилки в сравнении с собственно почвой. Механически крепкие покровы (раковина у моллюсков), меньшая удельная поверхность тела, способность скручиваться в шар (некоторые мокрицы, многоножки) являются адаптациями к жизни и перемещению в подстилке. Эти особенности влияют на локомоционную активность почвенных животных. Необходимо также указать на то, что герпетобионтные почвенные животные отличаются наличием пигментации от обычно бесцветных (белесых, розоватых, сероватых) собственно почвенных животных.

Еще одним аспектом приспособлений к передвижению в почве представителей этой группы являются сенсорные системы для ориентации в пространстве. Возможность использования зрения или колебаний субстрата для ориентации как в почве, так и на её поверхности, а также в подстилке ограничены. Поэтому важнейшим источником информации об окружающем мире у почвенных животных являются органы тактильных ощущений. Это органы, которые значительно выступают вперед или назад от тела – антенны, волочащиеся конечности (у многоножек), церки (у насекомых), стебельки, на которых находится чувствительная поверхность кожи (моллюски).

Хорошо развитые бегающие конечности являются адаптацией к передвижению животных по поверхности почвы. Они также способны выполнять сенсорную функцию. Широко расставленная подошва у моллюсков хорошо выполняет функцию локомоции и органа тактильного ощущения.

Форическая функция этой экологической группы очень значительная, особенно в аспекте межбиогеоценологических связей, в силу значительной способности к горизонтальным миграциям. Зона активности многих крупных герпетобионтов выходит за пределы одного биогеоценоза на протяжении сезона. Обзор миграционного потенциала моллюсков приведен С.С.Крамаренко (2014). Известны миграции кивсяков из пойменных местопребываний в другие (Пришутова, 1988). Подобной миграционной активностью характеризуются жужелицы, пауки и другие герпетобионты.

Форморфа В

В. 4 – экологическая группа животных, которые передвигаются с помощью изменения толщины тела.

Дождевые черви и почвенные личинки долгоножек (Tipulidae) активно прокладывают ходы и передвигаются по уже имеющимся буровым скважинам, раздвигая частички почвы путем изменения толщины тела. За перемещающимся животным остается ход, по которому его могут догнать хищники. Формирование сложной постоянной системы нор – дрилосферы – является важной адаптацией для уменьшения прессинга хищников. Кроме того, ходы таких животных хорошо аэрируются, поэтому могут быстро изменять влажность воздуха, который находится в ходах. При использовании этого типа передвижения лимитирующим фактором является продолжительность существования в почве полостей соответствующего диаметра и потребность в незначительном противодействии при их

расширении. Эти факторы приводят к тому, что дождевые черви, личинки типулид и другие животные с таким типом передвижения преимущественно живут во влажных почвах тяжелого механического состава. Они избегают легких песчаных почв, где ходы быстро обсыпаются, или каменистых почв, где есть значительное противодействие расширению системы ходов (Гиляров, 1949).

Промежуточный тип локомоции между передвижением с изменением толщины тела и С-образным телом наблюдается у личинок чешуекрылых (Lepidoptera). Личинки этих животных способны легко передвигаться по ровному субстрату, что наблюдается среди многих жителей крон деревьев и кустов, которые очень распространены среди чешуекрылых. Покровы гусениц вооружены большим количеством чувствительных щетинок, расположенных вдоль всего тела, что свойственно животным, живущим на субстрате. Но среди Lepidoptera есть настоящие почвенные животные, например, некоторые совки (Noctuidae). Эти беспозвоночные довольно крупные, их размеры превышают размер скважин в почве. Покровы тела гусениц довольно плотные, но позволяют изменять толщину тела перистальтическими движениями. С другой стороны, личинки Lepidoptera имеют хорошо развитую и сильно склеротизированную голову (Чадаева, 1964). Челюсти значительно развиты, крепкие, способны потреблять крепкие части растений и измельчать части почвы во время движения. Брюшные ноги расположены на 3–6 и на 10-м сегментах и целиком отвечают определению «фиксирующие образования на конце или вдоль всего тела».

Важной форической функцией группы животных, которые передвигаются, изменяя толщину тела, является формирование галерей ходов в почве, которыми могут активно пользоваться другие животные. Такие галереи могут простираются на значительную глубину. По норам дождевых червей вглубь почвы проникают корни растений. Известна особенность дождевых червей затягивать в норы органические остатки в количестве, которое превышает их трофические потребности, вследствие чего минеральные почвенные горизонты обогащаются органикой, которая оказывает содействие активизации процессам гумификации. Развитая система ходов оказывает содействие транспорту газов и оптимизации газового и водного режимов почвы.

В. 5 – экологическая группа животных, которые активно прокладывают ходы без изменения толщины тела.

Способы передвижения насекомых в почве и их морфологические приспособления к рытью ходов детально освещены М.С.Гиляровым (1949), который выделил три морфоэкологические группы животных с разными типами приспособлений для рыхления почвы и фиксации тела в ходах. У насекомых, в частности – у многих личинок жуков, функцию рыхления и отбрасывания частей почвы выполняют или грудные конечности, или мандибулы и передний край головной капсулы, которые модифицируются соответствующим образом.

Переход камподеовидных личинок к активному прокладыванию ходов в почве нуждается в прочном положении тела при рытье и развитии опорных приспособлений на заднем конце тела и роющих – на переднем, а также общего уплотнения всего тела за счет склеротизации покровов, особенно головного и каудального отделов, развития сопротивляющихся урогомф на заднем конце тела, обретения более цилиндрической формы тела, специализации переднего отдела к рыхлению почвы (Гиляров, 1957).

В. 6 – экологическая группа животных, которые роют норы с помощью конечностей или ротовых органов.

Группу «классических» почвороев образуют животные, которые имеют специализированные органы, предназначенные для рытья почвы.

К этой группе принадлежат медведки *Gryllotalpa gryllotalpa*. Эти животные имеют сильные конечности, которыми они способны прорывать длинные и довольно широкие ходы. Чаще всего, медведки встречаются в сыроватых почвах, в которых система нор способна долго поддерживаться. В процессе рытья нор и для питания медведки перерабатывают корни растений. Ходами этих животных могут пользоваться беспозвоночные и мелкие позвоночные животные.

Мандибулы и головная капсула насекомых нередко выполняют функции, связанные с передвижением. В частности, у форм, которые живут в твердых естественных субстратах, эти органы принимают участие в рыхлении или раздвигании частей субстрата (Стриганова, 1966).

В плотных глинистых почвах распространены кравчики *Lethrus apterus* (Андриевская, 1946).

У пауков известны все переходы от простых углублений в почве до сложно устроенных норок. Морфологические приспособления для рытья и жизни в норах выражены у пауков в разной степени,

нередко жизнь в норке почти не сказывается на строении паука. Норки роются хелицерами, которые у пауков хорошо развиты и легко приспособляются к этой функции (Михайлов, 2012).

Слепыши (*Spalax*) создают систему нор с помощью рытья почвы зубами (резцами), действуя ими наподобие ковша. Система нор слепышей создает специфическую экологическую область, размеры которой превышают геометрические границы самих нор, что позволило эту область определить по аналогии с дрилосферой червей как фодересферу (Жуков и др., 2010).

В. 7 – экологическая группа животных с С-образным телом.

Более экологически совершенным является передвижение в почве с помощью измельчения почвы передним концом тела, сгребания почвы назад и закрывание ею хода позади животного, которое передвигается (Гиляров, 1949). С-образная форма тела личинок является адаптацией к активному движению в специфической, очень плотной по механическим свойствам среде, которой является почва или плотная растительная ткань.

Способ передвижения С-образных личинок пластинчатоусых в почве изучен и описан М.С.Гиляровым (1949). Детальный анализ морфологических адаптаций почвенных личинок пластинчатоусых представлен в работе С.И.Медведева (1952).

Форморфическая структура животного населения мезопедобионтов в градиенте экологических факторов

В формировании экологических условий биогеоценозов степного Приднпровья важную роль играют режим влажности и минерализация эдафотопов. Эти факторы определяют типы леса, а также особенности структуры и функционирования биотических компонентов биогеоценоза (Бельгард, 1950, 1971). Полученные результаты свидетельствуют о том, что в градиенте условий минерализации почвенного раствора форморфическая структура мезопедобионтов демонстрирует закономерную динамику (рис. 1).

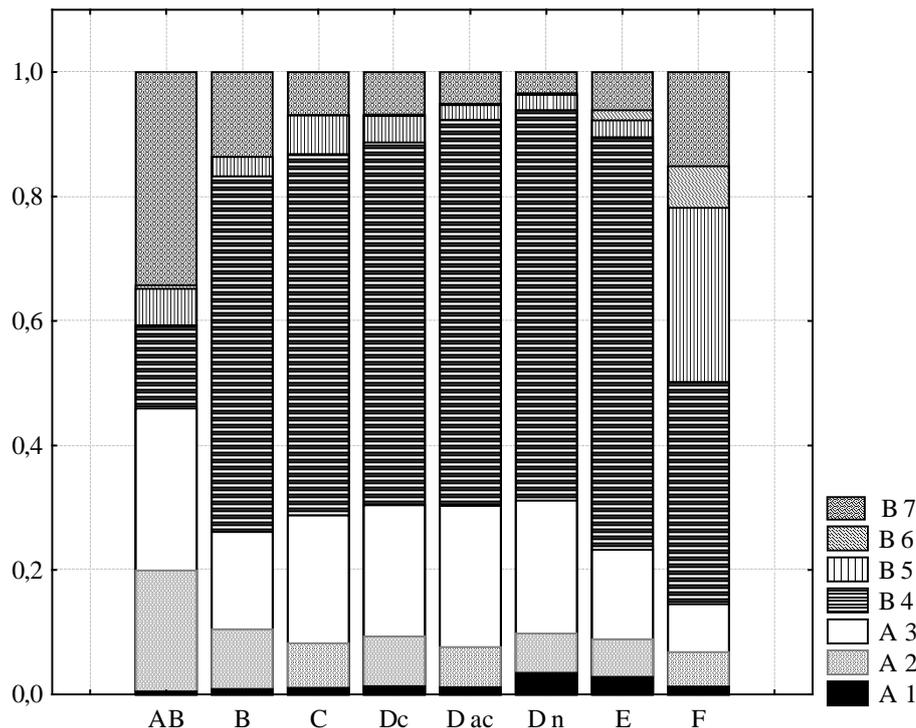


Рис. 1. Форморфическая структура животного населения мезопедобионтов в градиенте условий минерализации эдафотопы. По оси абсцисс – трофотопы (по А.Л.Бельгарду, 1950)

Анализ приведенных данных свидетельствует о том, что в градиенте от беднейших до наиболее богатых почв монотонно снижается доля форморфы А 2. В богатейших почвах особенно

важную роль играют форморфы В 5. Очевидно, что в градиенте условий трофности эти форморфы являются взаимозаменяемыми.

Высокое значение почвенных животных как педотурбаторов подчеркивается значительной долей в сообществе форморфы В 4, т.е. тех животных, которые активно прокладывают буровые скважины в почве с помощью изменения толщины тела. Исключение составляют или очень бедные, или слишком богатые почвы. Последнее обстоятельство, скорее всего, связано с тем, что в богатейших почвах фактор минерализации часто совпадает с фактором дефицита влаги (физическая сухость) или с риском засоления (физиологическая сухость). Альтернативным заменителем форморф В 4 являются форморфы В 7, т.е. животные, которые обладают С-образной формой тела. Эти животные преобладают или в бедных, или в очень богатых почвах.

В градиенте условий влажности доля в сообществе мезопедобионтов форморф В 4 монотонно увеличивается с ростом влажности эдафотопов (рис. 2).

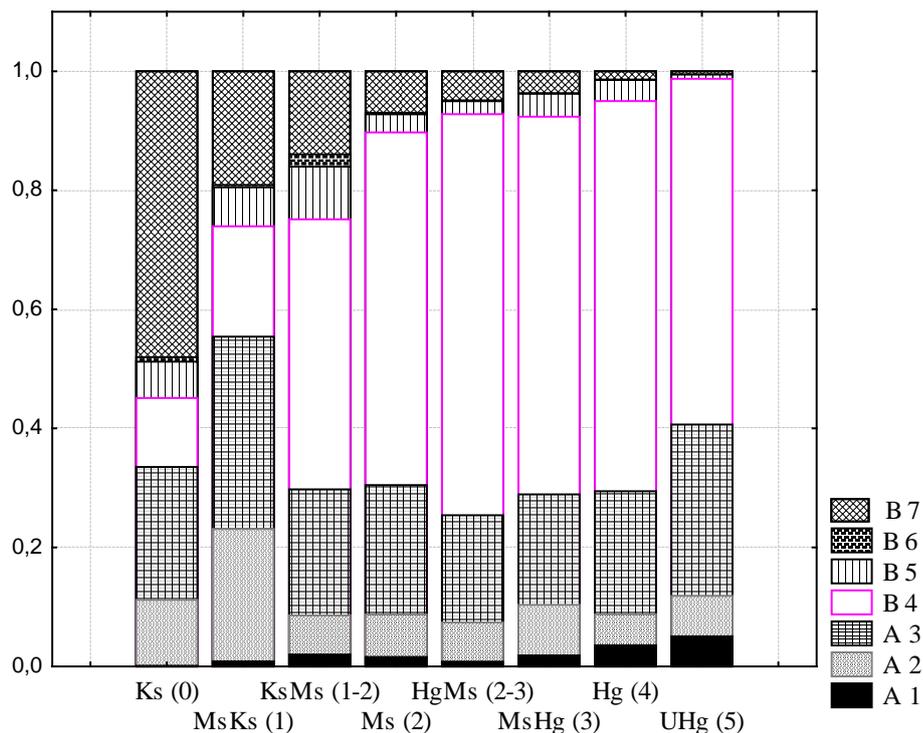


Рис. 2. Форморфическая структура животного населения мезопедобионтов в градиенте условий влажности эдафотопов. По оси абсцисс – гигротопы (по А.Л.Бельгарду, 1950)

Из рис. 2 становится понятным, что доля форморф А 3 незначительно изменяется в зависимости от увлажнения сравнительно с форморфами А 1 и А 2. Очевидно, причиной здесь есть фактор размеров животных: более крупные представители форморфы А 3 имеют меньшую удельную площадь поверхности, поэтому они являются более выносливыми относительно дефицита влаги. Представители форморфы В 7 наибольшее значение имеют в ксерофильных условиях, так как С-образная форма является адаптацией к дефициту влаги в почве.

Заключение

Таким образом, почва, как среда обитания, требует от живущих в ней животных определенных адаптаций для передвижения. В контексте консортивной организации группировок животных эти адаптации имеют взаимосвязанный характер и с функциональной стороны имеют форетическое значение, на основании чего могут быть выделены экологические группы почвенных животных по признаку их форетических особенностей – форморфы. Форморфическая структура является

важним функціональним признаком сообществ почвенных животных, так как предоставляет информацию о преобладающих направлениях форетической активности в соответствующих экологических условиях.

Список литературы

- Акимов М.П. Биоморфический метод изучения биоценозов // Бюллетень Московского о-ва исп. природы. – 1954. – Т. LIX (3). – С. 27–36. /Akimov M.P. Biomorficheskiy metod izucheniya biotsenozov // Byulleten' Moskovskogo o-va isp. prirody. – 1954. – Т. LIX (3). – С. 27–36./
- Андреева Р.В. Определитель личинок слепней. – К.: Наукова думка. – 1990. – 172с. /Andreyeva P.V. Opredelitel' lichinok slepney. – Kiyev: Naukova dumka, 1990. – 172s./
- Андриевская Н.Ю. К экологии жука-кравчика (*Lethrus apterus* Laxm.) в условиях Днепропетровской области УССР // Праці Одеського держ. ун-ту ім. І.І.Мечнікова. – 1946. – Т. 3, вип. 3 (64). – С. 33–53. /Andriyevskaya N.Yu. K ekologii zhuka-kravchika (*Lethrus apterus* Laxm.) v usloviyakh Dnepropetrovskoy oblasti USSR // Pratsi Odes'kogo derzh. un-tu im. I.I.Mechnikova. – 1946. – Т. 3, vyp. 3 (64). – С. 33–53./
- Беклемишев В.Н. Методология систематики. – М.: КМК Scientific Press Ltd, 1994. – 250с. /Beklemishev V.N. Metodologiya sistematiki. – M.: KMK Scientific Press Ltd, 1994 – 250s./
- Бельгард А.Л. Лесная растительность юго-востока УССР. – Киев: Изд-во КГУ, 1950. – 263с. /Belgard A.L. Lesnaya rastitelnost' yugo-vostoka USSR. – Kiyev: Izd-vo KGU, 1950. – 263s./
- Бельгард А.Л., Травлеев А.П. Роль почвенной фауны в индикации эдафотопов // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. – М.: Изд-во МГУ. – 1980. – С. 155–163. /Belgard A.L., Travleyev A.P. Rol' pochvennoy fauny v indikatsii edafotopov. – M.: Izd-vo MGU, 1980. S. 155–163./
- Бельгард А.Л. Степное лесоведение. – М.: Лесная промышленность, 1971. – 336с. /Belgard A.L. Stepnoye lesovedeniye. – M.: Lesnaya promyshlennost', 1971. – 336s./
- Вильямс В.Р. Почвоведение. – М.: Сельхозгиз, 1947. – 455с. /Wil'yams V.R. Pochvovedeniye. – M.: Selkhozgiz, 1947. – 455s./
- Всеволодова-Перель Т.С. Дождевые черви фауны России. – М.: Наука, 1997. – 102с. /sevolodova-Perel T.S. Dozhdevyye chervi fauny Rossii. – M.: Nauka, 1997. – 102s./
- Гиляров М.С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – 279с. /Gilyarov M.S. Osobennosti pochvy kak sredy obitaniya i yeye znacheniye v evolyutsii nasekomykh. – M., L.: Izd-vo AN SSSR, 1949. – 279s./
- Гиляров М.С. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. – М.: Наука, 1970. – 275с. /Gilyarov M.S. Zakonomernosti prispособleniya chlenistonogikh k zhizni na sushe. – M.: Nauka, 1970. – 275s./
- Гиляров М.С. Почвенные беспозвоночные как фактор плодородия почвы // Журн. общей биологии. – 1960. – Т. 21, №2. – С. 81–88. /Gilyarov M.S. Pochvennyye bespozvonochnyye kak faktor plodorodiya pochvy // Zhurn. obshchey biologii. – 1960. – Т. 21, №2. – С. 81–88./
- Гиляров М.С. Кивсяки и их роль в почвообразовании // Почвоведение. – 1957. – №6. – С. 74–78. /Gilyarov M.S. Kivsyaki i ikh rol' v pochvoobrazovanii. – Pochvovedeniye. – 1957. – №6. – С. 74–78./
- Грей Дж. Передвижение животных. – М.–Ижевск: Ижевский институт компьютерных исследований, НИЦ «Регулярная хаотичная динамика», 2011. – 556с. /Grey Dzh. Peredvizheniye zhyvotnykh. M.–Izhevsk: Izhevskiy institut komp'yuternykh issledovaniy, NITs "Regulayarnaya khaotichnaya dinamika", 2011. – 556s./
- Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.І. Визначник наземних молюсків України. – Львів, 2012. – 216с. /Gural-Sverlova N.V., Gural R.I. Vyznachnyk nazemnykh molyuskiv Ukrayiny. – Lviv, 2012. – 216s./
- Долин В.Г. Определитель личинок жуков-щелкунов фауны СССР. – К.: Урожай, 1978. – 126с. /Dolin V.G. Opredelitel' lichinok zhukov-shchelkunov fauny SSSR. – Kiyev: Urozhay, 1978. – 126s./
- Долин В.Г. Личинки жуков-щелкунов (Elateridae) Украинской ССР : автореф. дис. на соиск. уч. степени канд. биол. наук. – К., 1961. – 16с. /Dolin V.G. Lichinki zhukov-shchelkunov (Elateridae) Ukrainskoy SSR : avtoref. dis. na soisk. uch. stepeni kand. biol. nauk. – K., 1961. – 16s./
- Жуков А.В. Зоологическая диагностика почв на основе анализа трофической структуры почвенной мезофауны степного Приднепровья // Экология и ноосферология. – 2003. – Т. 13, №1–2. – С. 104–112. /Zhukov A.V. – Zoologicheskaya diagnostika pochv na osnove analiza troficheskoy struktury pochvennoy mezofauny stepnogo Pridneprov'ya // Ekologiya i noosferologiya. – 2003. – Т. 13, №1–2. – С. 104–112./
- Жуков А.В., Кунах О.Н., Коновалова Т.П. Фодересфера слепышей (*Spalax microphthalmus*) // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. – Донецк: ДонНУ, 2010. – Вып. 10, №1 – С. 105–123. /Zhukov A.V., Kunakh O.N., Konovalova T.M. Foderesfera slepyshey (*Spalax microphthalmus*) // Problemy ekologii i okhrany prirody tekhnogennogo regiona. – Donetsk: DonNU, 2010. – Vyp. 10, №1. – С. 105–123./
- Жуков О.В. Екоморфи Бельгарда–Акімова та екологічні матриці // Екологія та ноосферологія, 2010. – Т. 21, №3–4. – С. 109–111. /Zhukov O.V. Ekomorfy Bel'garda–Akimova ta ekologichni matrytsi // Ekologiya i noosferologiya. – 2010. – Т. 21, №3–4. – С. 109–111./

- Жуков О.В. Екоморфичний аналіз консорцій ґрунтових тварин. – Дніпропетровськ: Вид-во «Свідлер А.Л.», 2009. – 239с. /Zhukov O.V. Ekomorfichnyy analiz konsortsiy gruntovykh tvaryn. – Dnipropetrovsk: Vyd-vo "Svidler A.L.", 2009. – 239s./
- Жуков О.В. Трофоценоморфи ґрунтових тварин та їх діагностичне значення для встановлення трофотопів // Вісник Донецького університету. Серія А. Природничі науки. – 2007. – С. 277–291. /Zhukov O.V. Trofotsenomorfy gruntovykh tvaryn ta yikh diagnostychnye znachennya dlya vstanovlennya trofotopiv // Visnyk Donetskogo universytetu. Seriya A. Pryrodnychi nauky. – 2007. – S. 277–291./
- Залеская Н.Т. Определитель многоножек-костянок СССР. – М.: Наука, 1978. – 212с. /Zalesskaya N.T. Opredelitel mnogonozhek-kostyanok SSSR. – M.: Nauka, 1978. – 212s./
- Залеская Н.Т., Шилейко А.А. Сколопендровые многоножки. – М.: Наука, 1991. – 102с. /Zalesskaya N.T., Shileyko A.A. Skolopendrovyye mnogonozhki. – M.: Nauka, 1991. – 102s./
- Кабаков О.Н. Пластинчатоусые жуки подсемейства Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) фауны России и сопредельных стран. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 374с. /Kabakov O.N. Platinchatousyye zhuki podsemeystva Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) fauny Rossii i sopredelnykh stran. – M.: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2006. – 374s./
- Кабанов В.А. Экология широкого щелкуна – *Selatosomus latus* Fabry (Coleoptera, Elateridae) в Европейской части СССР // Вестник зоологии. – 1973. – №3. – С. 24–29. /Kabanov V.A. Ekologiya shirokogo shchelkuna – *Selatosomus latus* Fabry (Coleoptera, Elateridae) v Yevropeyskoy chasti SSSR // Vestnik Zoologii. – 1973. – №3. – S. 24–29./
- Кабанов В.А. Биология *Oodescelis polita* Sturm в лесостепи и степи Европейской части СССР // Вестник зоологии. – 1978. – №1. – С. 47–51. /Kabanov V.A. Biologiya *Oodescelis polita* Sturm v lesostepi i stepi Yevropeyskoy chasti SSSR. 1978.1, 47–51
- Кабанов В. А. О некоторых закономерностях динамики численности особей в локальных популяциях щелкунов // Проблемы почвенной зоологии. – Вильнюс. – 1975. – С. 163. /Kabanov V.A. O nekotorykh zakonomernostyakh dinamiki chislennosti osobey v lokalnykh populyatsiyakh shchelkunov // Problemy pochvennoy zoologii. – Vil'nyus. – 1975. – S. 163./
- Кабанов В.А. Биология песчаного медляка (*Opatrum sabulosum* L.) в лесостепной и степной зонах европейской части СССР // Биол. науки. – 1977. – №9. – С. 47–53. /Kabanov V.A. Biologiya peschanogo medlyaka (*Opatrum sabulosum* L.) v lesostepnoy i stepnoy zonakh yevropeyskoy chasti SSSR // Biol. nauki. – 1977. – № 9. – S. 47–53./
- Крамаренко С.С. Активная и пассивная миграция наземных моллюсков: обзор // Ruthenica. – 2014. – Т. 24, №1. – С. 1–14. /Kramarenko S.S. Aktivnaya i passivnaya migratsiya nazemnykh mollyuskov: obzor // Ruthenica. – 2014. – 24, No1. – S. 1–14./
- Кривоуцкий Д.А. Почвенная фауна в экологическом контроле. – М.: Наука, 1994. – 268с. /Krivolutskiy D.A. Pochvennaya fauna v ekologicheskom kontrole. – M.: Nauka, 1994. – 268s./
- Кривошеина М.Г. Определитель семейств и родов палеарктических двукрылых насекомых подотряда Nematocera по личинкам. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 244с. /Krivosheina M.G. Opredelitel semeystv i rodov palearkticheskikh dvukrylykh nasekomykh podotryada Nematocera po lichinkam. – M.: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012. – 244s./
- Кунах О.М., Жуков О.В., Пахомов О.Е. Морфология дождевых червяков (Lumbricidae). – Дніпропетровськ: ФОП Дрига Т.В., 2010. – 52с. /Kunakh O.M., Zhukov O.V., Pakhomov O.Ye. Morfologiya doshchovykh cherv'yakov (Lumbricidae). – Dnipropetrovsk: FOP Dryga T.V., 2010. – 52s./
- Кунах О.Н., Трифанова М.В., Ганжа Д.С. Зоо- и фитоиндикация роли автотрофной и гетеротрофной консорций в организации биогеоценоза // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького – 2014. – №2. – С. 115–141. /Kunakh O.N., Trifanova M.V., Ganzha D.S. Zoo- i fitoindikatsiya roli avtotrofnoy i geterotrofnoy konsortsiy v organizatsii biogeotsenoza // Biologichnyy visnyk MDPU im. B. Khmel'nyts'kogo. – 2014. – №2. – S. 115–141./
- Кунах О.Н. Трофические группы почвенной мезофауны центральной поймы р. Самара // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. – Донецк: ДонНУ, 2006. – Вып. 6. – С. 130–135. /Kunakh O.N. Troficheskiye grupy pochvennoy mezofauny tsentralnoy поймы r. Samara // Problemy ekologii i okhrany prirody tekhnogennoy regiona. – Donetsk: DonNU, 2006. – Vyp. 6. – S. 130–135./
- Лебедева Н.В., Кривоуцкий Д.А. Роль птиц в формировании биологического разнообразия почвенной микрофауны на островах Арктики // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. Мат. II межд. науч. конф. – Дніпропетровськ: ДНУ, 2003. – С. 127–129. /Lebedeva N.V., Krivolutskiy D.A. Rol ptits v formirovanii biologicheskogo raznoobraziya pochvennoy mikrofauny na ostrovakh Arktiki // Bioraznoobrazie i rol' zootsenoza v yestestvennykh i antropogennykh ekosistemakh. Mat. II mezhd. nauch. konf. – Dnipropetrovsk: DNU, 2003. – S. 127–129./
- Лихарев И.М., Раммельмейер Е.С. Наземные моллюски фауны СССР. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – 600с. /Likharev I.M., Rammelmeyyer Ye.S. Nazemnyye mollyuski fauny SSSR. – M., L.: Izd-vo AN SSSR, 1952. – 600s./
- Медведев С.И. Личинки пластинчатоусых жуков фауны СССР. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – 342с. /Medvedev S.I. Lichinki platinchatousykh zhukov fauny SSSR. – M., L.: Izd-vo AN SSSR, 1952. – 342s./

- Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журнал общей биологии. – 1978. – Т. 39, №4. – С. 495–508. /Meyen S.V. Osnovnyye aspekty tipologii organizmov. – Zhurnal obshchey biologii. – 1978. – Т. 39, №4. – С. 495–508./
- Михайлов К.Г. Общая арахнология. Краткий курс. Часть 2. Пауки: морфология, анатомия, биология. – М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2012. – 56с. /Mikhaylov K.G. Obshchaya arakhnologiya. Kratkiy kurs. Chast' 2. Pauki: morfologiya, anatomiya, biologiya. – М.: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK. – 2012. – 56s./
- Перель Т.С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. – М.: Наука, 1979. – 272с. /Perel T.S. Rasprostraneniye i zakonomernosti raspredeleniya dozhdevykh chervey fauny SSSR. – М.: Nauka, 1979. – 272s./
- Пришутова З.Г. Некоторые особенности экологии кивсяка *Rossiulus kessleri* (Diplopoda, Julidae) в степной зоне // Зоологический журнал. – 1988. – Т. 67, №11. – С. 1652–1660. /Prishutova Z.G. Nekotoryye osobennosti ekologii kivsyaka *Rossiulus kessleri* (Diplopoda, Julidae) v stepnoy zone // Zoologicheskij zhurnal. – 1988. – Т. 67, №11. – С. 1652–1660./
- Прокопенко Е.В., Жуков А.В., Савченко Е.Ю. Экологическая структура населения пауков (Araneae) заповедника «Каменные Могилы»: ценоморфы, сезонные и циркадные группы // Проблемы экологии та охорони природи техногенного регіону. – Донецьк: ДонНУ, 2008. – Вип. 8. – С. 142–155. /Prokopenko Ye.V., Zhukov A.V., Savchenko Ye.Yu. Ekologicheskaya struktura naseleniya paukov (Araneae) zapovednika "Kamennyye Mogily": tsenomorfy, sezonnyye i tsirkadnyye grupy // Problemy ekologiyi ta okhorony pryrody tekhnogenogo regionu. – Donets'k: DonNU, 2008. – Vyp. 8. – S. 142–155./
- Стриганова Б.Р. Закономерности строения органов питания личинок жесткокрылых. – М.: Наука, 1966. – 128с. /Striganova B.R. Zakonomernosti stroeniya organov pitaniya lichenok zhestkokrylykh. – М.: Nauka, 1966. – 128s./
- Чадаева З.В. Отряд Lepidoptera – чешуекрылые // Определитель обитающих в почве личинок насекомых. – М.: Наука, 1964. – С. 809–896. /Chadayeva Z.V. Otryad Lepidoptera – cheshuyekrylyye // Opredelitel obitayushchikh v pochve lichenok nasekomykh. – М.: Nauka, 1964. – С. 809–896./
- Чайковский Ю.В. Активный связный мир. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 726с. /Chaykovskiy Yu.V. Aktivnyy svyaznyy mir. – М.: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2008. – 726s./
- Чевризов Б.П. Краткий определитель сенокосцев (Opiliones) европейской части СССР // Фауна и экология паукообразных. – Л.: ЗИН АН СССР, 1979. – С. 4–27. /Chevrizov B.P. Kratkiy opredelitel senokostsev (Opiliones) yevropeyskoy chasti SSSR // Fauna i ekologiya paukoobraznykh. – L.: ZIN AN SSSR, 1979. – С. 4–27./
- Черный Н.Г., Головач С.И. Двупарноногие многоножки равнинной территории Украины. – Киев, 1993. – 58с. /Chernyy N.G., Golovach S.I. Dvuparnonogiye mnogonozhki ravninnoy territorii Ukrainy. – Kiyev, 1993. – 58s./
- Bonato L. Geophilomorph centipedes of Latvia (Chilopoda, Geophilomorpha) // Latvijas entomologs. – 2005. – Vol. 42. – P. 5–15.
- Schmolzer K. Ordnung Isopoda. – Berlin: Akademie Verlag, 1965. – 189s.

Представлено: О.Л.Пономаренко / Presented by: O.L.Ponomarenko
Рецензент: Д.А.Шабанов, Ю.Г.Гамуля / Reviewer: D.A.Shabanov, Yu.G.Gamulya
Подано до редакції / Received: 05.10.2015