



УДК 595.713+574.472+574.9

DOI 10.21685/2500-0578-2022-4-4

ФАУНА КОЛЛЕМБОЛ (HEXAPODA: COLLEMBOLA) ЗАПОВЕДНИКА «ПРИВОЛЖСКАЯ ЛЕСОСТЕПЬ» И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ В ПЕНЗЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

Ю. Б. Швееенкова

Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь», Пенза, Россия
jushv@mail.ru

Аннотация. Актуальность и цели. В настоящее время накоплены данные о коллемболах в различных природно-климатических зонах европейской части России. Однако сведения по фауне коллембол в ненарушенных ландшафтах лесостепной зоны довольно фрагментарны. Цель работы – инвентаризация фауны коллембол в заповеднике «Приволжская лесостепь», который расположен на юго-западе Приволжской возвышенности. Материалы и методы. Сообщества коллембол исследовали в 1999–2022 гг. в заповеднике и сопредельных территориях в Пензенской области. Почвенные образцы отбирали по стандартной методике, микроартропод извлекали эклекторным методом. Результаты. Выявлен 181 вид коллембол, впервые для фауны Среднего Поволжья приводится 45 видов. При обобщении с нашими данными фаунистический комплекс коллембол этого региона включает более 200 видов. Выводы. Фауна коллембол в исследованных природных ландшафтах восточноевропейской лесостепи отличается преобладанием почвенных форм (более 45 %) и высоким разнообразием семейств Onychiuridae (29 видов из 10 родов) и Tullbergiidae (21 вид из 11 родов). Третью часть фауны составляют виды с европейским (25 %) и восточноевропейским (9 %) распространением; многие из них редкие, глубокопочвенные, находятся на границе области распространения или имеют дизъюнктивный ареал.

Ключевые слова: лесостепь, лесостепная зона, почвенная фауна, старовозрастные ландшафты, рефугиумы, черноземы, глубокопочвенные виды, редкие виды

Благодарности. Выражаю благодарность моим учителям и коллегам Т. Г. Стойко, Т. В. Добролюбовой, С. К. Стебаевой, Н. А. Кузнецовой, М. Б. Потапову, А. Б. Бабенко за консультации при написании статей, помощь в определении материала, конструктивные замечания и поддержку, также признательна Т. В. Горбушиной, В. В. Осипову, И. В. Башинскому за помощь в сборе материала из ООПТ Пензенской области.

Для цитирования: Швееенкова Ю. Б. Фауна коллембол (Hexapoda: Collembola) заповедника «Приволжская лесостепь» и сопредельных территорий в Пензенской области // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2022. Vol. 7 (4). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2022-4-4>

THE COLLEMBOLAN FAUNA (HEXAPODA: COLLEMBOLA) OF THE "PRIVOLZHSKAYA LESOSTEP" RESERVE AND ADJACENT TERRITORIES IN THE PENZA REGION

Yu. B. Shveenkov

State Nature Reserve "Privolzhskaya Lesostep", Penza, Russia
jushv@mail.ru

Abstract. Background. Currently, data on Collembola in various natural and climatic zones of the European part of Russia have been accumulated. However, information on the Collembolan fauna of undisturbed landscapes of the forest-steppe zone is rather fragmentary. The purpose of this work is an inventory of the Collembolan fauna in the "Privolzhskaya Lesostep" Nature Reserve, which is located in the south-west of the Volga Upland. Materials and methods. Collembolan communities were surveyed in 1999–2022 in the Nature Reserve and adjacent territories of the Penza region. Soil samples were taken according to the standard methods; microarthropods were extracted through the Tullgren funnels. Results. Altogether, 181 species of Collembola have been identified, 45 species are given for the first time for the fauna of the Middle Volga region. When generalized with our data, the faunistic complex of this region includes more than 200 species of Collembola. Conclusions. The collembolan fauna

in the studied natural landscapes of the Eastern European forest-steppe is characterized by a predominance of soil forms (more than 45 %) and a high diversity of Onychiuridae (29 species from 10 genera) and Tullbergiidae (21 species from 11 genera). The third part of the fauna consists of species with European (25 %) and Eastern European (9 %) distribution; many of them are rare, living in deep soils, located on the border of their biogeographic distribution area or have a disjunctive distribution pattern.

Keywords: forest-steppe, forest-steppe zone, soil fauna, old-age landscapes, refugia, chernozems, deep-soil species, rare species

Acknowledgements. I express my gratitude to my teachers and colleagues T.G. Stoiko, T.V. Dobrolyubova, S. K. Stebaeva, N. A. Kuznetsova, M. B. Potapov, A. B. Babenko for consultations when writing articles, assistance in taxonomical identification of material, constructive comments and support, and I am also grateful to T.V. Gorbushina, V. V. Osipov, I. V. Bashinskiy for the help in collecting material from the protected areas of the Penza region.

For citation: Shveenкова Ю.В. The collembolan fauna (Hexapoda: Collembola) of the «Privolzhskaya lesostep» reserve and adjacent territories in the Penza region. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2022;7(4). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2022-4-4>

Введение

Объект данной работы – коллемболы, одни из самых распространенных и разнообразных почвенных микроартропод. В мировой фауне насчитывается около 9000 видов [1–2], для наиболее богатых фаунистически дальневосточных регионов России выявлено более 450 видов, в России отмечают не менее 600 видов коллембол [3].

В настоящее время накоплены данные о коллемболах в различных природно-климатических зонах европейской части России. На современном уровне представлены фаунистические комплексы коллембол в высоких широтах (арктических пустынях [4], тундрах и лесотундрах [5]), в тайге [6], а также в смешанных и широколиственных лесах [7]. Однако сведения по фауне коллембол в ненарушенных ландшафтах лесостепной зоны довольно фрагментарны. Наиболее подробно в фаунистическом аспекте обследованы различные регионы лесостепи Среднего Поволжья, хотя часть исследованных территорий – это агроценозы и антропогенно нарушенные местообитания [8–14]. Наши текущие исследования показывают высокое локальное видовое разнообразие коллембол в природных ландшафтах лесостепи, существенно дополняя общий фаунистический список.

В зоне европейской лесостепи даже в зональных биотопах на водоразделах представлена богатая палитра фитоценозов и, соответственно, экологических условий для обитания педобионтов – различные варианты лесов и степей, луговостепные и опушечные комплексы. С другой стороны, именно в лесостепи выявляется граница распространения Днепровского ледника, которая в том числе проходит и по территории Пензенской области. В ландшафты на старовозрастных почвах внеледнико-

вых территорий вклиниваются более молодые области равнин (на четвертичных отложениях). Возраст ландшафта как фактор разнообразия может иметь большое значение для сообществ микроартропод, что отмечается для панцирных клещей, дождевых червей, а также коллембол [15]. Мозаичность почвенного покрова в сочетании с постгляциальным неоднородным рельефом может быть причиной обособленных (дизъюнктивных) ареалов наиболее древних видов почвенных микроартропод. Разделение почвенных форм часто определяется выраженной вертикальной составляющей среды в черноземах с глубоким гумусовым горизонтом. Именно комбинация вертикальной и горизонтальной неоднородности в лесостепной зоне обуславливает разнообразие и специфику локальных фаунистических комплексов педобионтов и объясняет их высокое разнообразие.

Цель настоящей работы – инвентаризация фауны коллембол в заповеднике «Приволжская лесостепь» по опубликованным и неопубликованным нашим данным.

Материал и методы

Исследования коллембол проводили в 1999–2022 гг. в основном в заповеднике «Приволжская лесостепь», находящемся в средней части Приволжской возвышенности в пределах главного водораздела между Волгой и Доном. Территория заповедника состоит из пяти удаленных друг от друга участков, наибольшее расстояние между которыми 230 км. Участки «Кунчеровская лесостепь», «Борок» и «Верховья Суры» относятся к Волжскому бассейну, а «Попереченская степь» и «Островцовская лесостепь» – к Донскому бассейну (общая площадь около 8,5 тыс. га). Заповедник был организован для сохранения уникальных луговых степей северного типа с богатейшим видовым

разнообразием травянистой растительности. В ряду лесостепных участков наблюдается понижение ксерофитности [16]. На Кунчеровском (984 га) степная растительность характеризуется преобладанием ковылей (*Stipa pennata*, *S. tirsia*) и пустынного овсеца (*Helictotrichon desertorum*). На Попереченском участке (252 га) степи чередуются с вейниковыми лугами (*Calamagrostis epigeios*), наблюдаются активные процессы закустаривания. Островцовский (352 га) представлен луговыми степями и комплексами мелколесий из клена татарского (*Acer tataricum*) и черемухи (*Padus avium*), окруженными зарослями терна, вишни и других кустарников. Разнообразие лесных биотопов представлено на самом большом участке Верховья Суры (6,5 тыс. га), расположенном в бассейне реки Суры на отроге Приволжской возвышенности «Сурская Шишка» (330 м). Несмотря на значительные изменения вследствие лесопользования до заповедания, сохранились сосняки естественного происхождения с развитым лишайнико-моховым покровом и комплексом таежных видов, находящихся около южной границы ареалов [17]; также произрастают коренные дубравы и производные леса – березняки с примесью осины, липы и сосны. Борок (399 га) занимает часть поймы и пойменной террасы р. Кадады, здесь преобладают коренные сосновые боры, в пойме растут леса из березы и ольхи черной. Фрагмент степи Кунчеровского участка окружен дубравами и производными насаждениями из осины и липы с примесью березы, а также сосновыми культурами.

Участки заповедника характеризуются пестротой почвенного покрова на типовом уровне [18]. Все они расположены в подзоне выщелоченных черноземов, однако их почвы формируются в условиях расчлененного рельефа на разных почвообразующих и подстилающих породах. Для Островцовского и Попереченского участков (в юго-западной части Пензенской области) характерны мощные постледниковые черноземы на суглинках с глубиной гумусового горизонта более 1 м. Почвенный покров в восточной части области не был затронут гляциальными процессами (Кунчеровский участок, Борок и Верховья Суры), и представлен в основном подзолами супесчаными и песчаными, также серыми лесными почвами. Кунчеровский участок отличается развитием почв черноземного облика на песчаных отложениях «черноземов неполноразвитых маломощных легкосуглинистых» [19]. Несмотря на легкий гранулометрический состав материнских пород, почвообразование протекает здесь по черноземному типу под влиянием лугово-степной растительности и (или) климата. Таким образом, на небольших

по площади охраняемых территориях заповедника биотопы различаются возрастом ландшафтов, типами почв и фитоценозов.

Обследовали степные, луговые, опушечные и лесные биотопы на водоразделах, а также пойменные местообитания. Почвенные образцы до 10 и 20 см глубины брали весной, летом и осенью в 10-кратной повторности. В открытых местообитаниях пробы отбирали случайным образом в пределах площадки 10 × 10 м. В лесных и опушечных биотопах точки расположены линиями – по 5 проб между случайно выбранными парами деревьев. Одна линия включает 2 пробы у комля (дерева 1 и дерева 2), 2 пробы в проекции кроны (дерева 1 и дерева 2) и 1 проба в «окне» между деревьями 1 и 2. Диаметр бура ~ 5,5 см. Отдельно проводили учеты на вертикальное распределение, где пробы отбирали послойно, каждые 10 см по 10 проб до глубины 60 см – 1 м. Коллембол извлекали эклиторным методом, проводили сборы эксгаустером. Однако фауна поверхностных форм явно недооценена, требуются дополнительные исследования с помощью ловушек Барбера, кошения сачком и т.д.

Таксономическое положение видов устанавливали по современным определительным ключам [20–22]. За основу выделения ареалов принята система К. Б. Городкова [23]. Использована сетевая база Checklist of Collembola: databases. World-wide biogeographic distribution [2]. Жизненные формы определены по системе С. К. Стебаевой [24], также объединяли атмобионты и верхнеподстилочные в группу поверхностных видов; нижнеподстилочные и подститочно-почвенные – в гемиздафических (полупочвенных); верхнепочвенные и глубокопочвенные – в эуздафических (почвенных).

Результаты и обсуждение

Всего зарегистрирован 181 вид коллембол из 89 родов, 19 семейств (табл. 1). Одиннадцать новых видов выявлены и описаны (кроме одного) по материалам наших сборов из Пензенской области [25–30]. При исследовании коллембол Среднего Поволжья М. М. Алейниковой и Е. Ф. Мартыновой [8, 9] обнаружено 67 видов коллембол. Последующие работы в Жигулевском заповеднике [31], в антропогенно нарушенных лесах [11], на степной катене [32] и агроценозах [10] позволили примерно вдвое увеличить фаунистический список (около 120 видов). При обобщении с нашими материалами [12–14, 33, 34] в исследуемом регионе отмечается более 200 видов коллембол, впервые для Среднего Поволжья приводится 45 видов.

Для сравнения, в восточноевропейских широколиственных лесах России (8 регионов) выявлено 153 вида коллембол [7], в равнинных хвойных лесах восточноевропейской тайги отмечено около 160 видов [6], в тундровых ланд-

шафтах Кольского полуострова 104 вида [5]. Таким образом, можно говорить о высоком разнообразии коллембол в лесостепи Среднего Поволжья и на территории заповедника «Приволжская лесостепь».

Таблица 1

Фаунистический список коллембол (Hexapoda: Collembola) заповедника «Приволжская лесостепь» и сопредельных территорий в Пензенской области, регистрация видов на территории Среднего Поволжья

Table 1

Faunal list of collembolans (Hexapoda: Collembola) of the reserve "Privolzhskaya lesostep" and adjacent territories in the Penza region, registration of species in the Middle Volga region

Вид	ж.ф	Биотопы	Участки заповедника и др. тер-и области	Первая отметка для Среднего Поволжья
1	2	3	4	5
Семейство Hypogastruridae				
1. <i>Ceratophysella</i> cf. <i>bengtssoni</i> (Ågren)	Впс	л	К	*
2. <i>Ceratophysella denticulata</i> (Bagnall)	Впс	л, п	К, О, ВС, Б	Швеенкова, 2023
3. <i>Ceratophysella mosquensis</i> (Becker)	Впс	п	Б	*
4. <i>Ceratophysella stercoraria</i> (Stach)	Впс	о, л	К, ВС	*
5. <i>Ceratophysella succinea</i> Gisin	Впс	о, л, п	К, О, Б	Зайнулгабидинов, 1992
6. <i>Hypogastrura serrata</i> (Ågren) sensu Fjellberg	Впс	о	К	*
7. <i>Hypogastrura socialis</i> (Uzel)	Впс	о, л	К, ВС	Краснобаев и др., 1991
8. <i>Hypogastrura vernalis</i> (Carl)	Впс	о, л	К	Швеенкова, 2010
9. <i>Schoettella ununguiculata</i> (Tullberg)	Впс	о, л	К, П, О	Кузнецова и др., 1994
10. <i>Choreutina inermis</i> Tullberg	Впс	л	Пензенск.	*
11. <i>Willemia anophthalma</i> Börner	Гп	л	К, ВС, Б	Зайнулгабидинов, 1992
12. <i>Willemia denisi</i> Mills sensu Hüther	Гп	л, п	ВС, Б	*
13. <i>Willemia intermedia</i> Mills sensu Hüther	Гп	о, л, п	все участки	Зайнулгабидинов, 1992
14. <i>Willemia multilobata</i> Deharveng	Гп	о	Сердобск.	*
15. <i>Willemia scandinavica</i> Stach	Гп	о, л	К, П, ВС	Швеенкова, 2010
16. <i>Willemia similis</i> Mills	Гп	о, л	К	Швеенкова, 2010
17. <i>Xenilla brevicauda</i> Tullberg	Впс	л	ВС	Алейникова, Мартынова, 1966
18. <i>Xenilla brevisimilis brevisimilis</i> sensu Gama	Впс	о, л, п	К, О, ВС, Б	*
19. <i>Xenilla grisea</i> Axelson	Впс	л	К	*
20. <i>Xenilla maritima</i> sensu Gama	Впс	о, л, п	К, Б	*
21. <i>Xenilla corticalis</i> Börner	Впс	о, л, п	К, П, ВС, Б	*
22. <i>Xenilla</i> cf. <i>mucronata</i> Axelson	Впс	л, п	К, ВС, Б	*
Семейство Brachystomellidae				
23. <i>Brachystomella parvula</i> (Schäffer)	Впс	о, л, р	К, Б	Алейникова, Мартынова, 1966
Семейство Neanuridae				
24. <i>Anurida</i> sp.	Вп	л	Пензенск.	Швеенкова, 2023
25. <i>Endonura lusatica</i> (Dunger)	Нпс	о, л, п	К, П, О	Швеенкова, 2010
26. <i>Friesea truncata</i> Cassagnau	Впс	л, п	О, ВС, Б	*
27. <i>Friesea mirabilis</i> (Tullberg)	Впс	л	К	Алейникова, Мартынова, 1966
28. <i>Granaturida baicalica</i> Rusek	Вп	л, п	О, ВС, Б	Добролюбова, Швеенкова, 2004
29. <i>Micranurida pygmaea</i> Börner sensu Fjellberg, 1998	Вп	о, л, п	все участки	Смелянский, Кузнецова, 2000
30. <i>Neanura minuta</i> Gisin	Нпс	о, л, п	К, П, О, ВС	Швеенкова, 2010
31. <i>Neanura muscorum</i> (Templeton)	Нпс	о, л, п, р	все участки	Алейникова, Мартынова, 1966

Продолжение табл. 1

Continuation of Table 1

1	2	3	4	5
32. <i>Neanura pseudoparva</i> Rusek	Нпс	о, л, п	К, ВС, Б	Швеенкова, 2010
33. <i>Pratanurida podolica</i> Kaprus' and Weiner	Впс	о	К	Швеенкова, 2010
34. <i>Pseudachorutes dubius</i> Krausbauer	Впс	л, п	К, ВС, Б	Алейникова, Мартынова, 1966
35. <i>Pseudachorutes parvulus</i> Börner	Впс	о, л, п	все участки	Смелянский, Кузнецова, 2000
36. <i>Pseudachorutes pratensis</i> Rusek	Впс	о, п, р	К, О, Б	Швеенкова, 2010
37. <i>Pseudachorutes corticolus</i> (Schäffer)	Впс	л, п	ВС	*
38. <i>Pseudachorutes andrei</i> Weiner & Najt	Впс	п	О	*
39. <i>Simonachorutes weinerae</i> Skarżyński at all	Нпс	о	К	*
40. <i>Stachorutes gracilis</i> Smolis & Shvejonkova	Пп	о, л, р, п	К, Б	Smolis, Shvejonkova, 2006
Семейство Odontellidae				
41. <i>Axenyllodes bayeri</i> (Kseneman)	Пп	о, л	К, О	Алейникова, Мартынова, 1966
42. <i>Axenyllodes echinatus</i> (Fjellberg)	Пп	п	Б	*
43. <i>Axenyllodes ghilarovi</i> (Martynova)	Пп	о, л, п	К, П, О, Б	Алейникова, Мартынова, 1966
44. <i>Stachia populosa</i> (Selga)	Вп	л, п	ВС, Б	*
45. <i>Xenyllodes armatus</i> Axelson	Пп	п	Б	Алейникова, Мартынова, 1966
Семейство Tullbergiidae				
46. <i>Doutnacia xerophila</i> Rusek	Гп	о, л, п	все участки	Добролюбова, Швеенкова, 2004
47. <i>Granuliphorura ghilarovi</i> (Khanislamova) (=Tullbergia ghilarovi)	Гп	о, л, п	П, О, ВС	Зайнулгабилинов, 1992
48. <i>Jevania fageticola</i> Rusek	Гп	о	П, О	Швеенкова, 2010
49. <i>Karlstejnia norvegica</i> Fjellberg	Гп	л, п	К, ВС	Швеенкова, Петрова, 2017
50. <i>Wankeliella medialis</i> Simón & Jordana	Гп	о	П	*
51. <i>Wankeliella</i> sp. n. (aff. <i>intermedia</i>)	Гп	о, л	К, О	*
52. <i>Mesaphorura critica</i> Ellis	Гп	о, л, п, р	все участки	Зайнулгабилинов, 1992
53. <i>Mesaphorura hylophila</i> Rusek	Гп	о, л, п	все участки	Зайнулгабилинов, 1992
54. <i>Mesaphorura italica</i> (Rusek)	Гп	о, л, п	все участки	Добролюбова, Швеенкова, 2004
55. <i>Mesaphorura krausbaueri</i> Börner	Гп	о, л, п	все участки	Алейникова, Мартынова, 1966
56. <i>Mesaphorura macrochaeta</i> Rusek	Гп	о, л, п, р	все участки	Зайнулгабилинов, 1992
57. <i>Mesaphorura sylvatica</i> (Rusek)	Гп	о, л	К, П, О	Зайнулгабилинов, 1992
58. <i>Mesaphorura tenuisensillata</i> Rusek	Гп	л, п	ВС	*
59. <i>Mesaphorura yosii</i> (Rusek)	Гп	о, л, п	К, ВС, Б	Зайнулгабилинов, 1992
60. <i>Metaphorura affinis</i> Börner	Вп	о, л, п	все участки	Алейникова, Мартынова, 1966
61. <i>Metaphorura denisi</i> Simon Benito	Вп	п	О	Швеенкова, 2023
62. <i>Metaphorura orestia</i> Pomorski at all	Вп	о, л, п	К, П, О, Б	Швеенкова, 2010
63. <i>Najtiaphorura dobrolubovae</i> Shvejonkova & Potapov	Гп	о, л	К, О	Швеенкова, 2010
64. <i>Neonaphorura adulta</i> (Gisin)	Вп	о, л	К, П, О, ВС	Алейникова, Мартынова, 1966
65. <i>Pongeella stojanovorum</i> Pomorski & Skarżyński	Гп	л	К, ВС, Б	Швеенкова, 2010
66. <i>Stenaphorura lubbocki</i> Bagnall	Вп	о, п, р	К, ВС, Б	Швеенкова, 2010
Семейство Onychiuridae				
67. <i>Agraphorura naglitshi</i> (Gisin)	Гп	п	Б	*
68. <i>Allonychiurus volinensis</i> (Szeptycki)	Гп	п	ВС	Швеенкова, Петрова, 2017
69. <i>Deuteraphorura silvaria</i> (Gisin)	Вп	о	П	Швеенкова, 2010
70. <i>Deuteraphorura variabilis</i> (Stach)	Вп	л, п	ВС, Б	Алейникова, Мартынова, 1966
71. <i>Hymenaphorura inopinata</i> Babenko	Вп	л, п, р	О, ВС, Б	Швеенкова, 2023
72. <i>Oligaphorura absoloni</i> (Börner)	Гп	л, п	К, О, ВС, Б	Швеенкова, 2010

Продолжение табл. 1

Continuation of Table 1

1	2	3	4	5
73. <i>Oligaphorura humicola</i> Shvejonkova & Potapov	ГП	л	Пензенск.	Shvejonkova, Potapov, 2012
74. <i>Oligaphorura imosolica</i> Shveenkova & Babenko	ГП	о, л	П, О	Shveenkova, Babenko 2021
75. <i>Oligaphorura mazeii</i> Shveenkova & Babenko	ГП	о, л, п	К, ВС, Б	Shveenkova, Babenko 2021
76. <i>Oligaphorura psammophila</i> Shveenkova & Babenko	ГП	о, л	К	Shveenkova, Babenko 2021
77. <i>Oligaphorura stojkoe</i> Shveenkova & Potapov	ГП	о, л	К, О, ВС	Shveenkova, Potapov, 2012
78. <i>Oligaphorura uralica</i> Khanislamova	ГП	о, л, п	К, П, ВС, Б	Швеенкова, 2010
79. <i>Orthonychiurus stachianus</i> (Bagnall)	ВП	о	П	*
80. <i>Protaphorura armata</i> (Tullberg) sensu Gisin, 1952	ВП	о, л, п, б	К, О, ВС, Б	Зайнулгабилинов, 1992
81. <i>Protaphorura bicampata</i> (Gisin)	ВП	л, п	О, ВС, Б	Зайнулгабилинов, 1992
82. <i>Protaphorura campata</i> (Gisin)	ВП	л	К, ВС, Б	*
83. <i>Protaphorura cancellata</i> (Gisin)	ВП		О	Зайнулгабилинов, 1992
84. <i>Protaphorura gisini</i> (Haybach)	ВП	о, л, п	К, П, О, Б	Добролюбова, Швеенкова, 2004
85. <i>Protaphorura pannonica</i> (Haybach)	ВП	о, л, п	К, О, ВС	Швеенкова, 2010
86. <i>Protaphorura</i> cf. <i>pjasinae</i> (Martynova)	ВП	л	О	*
87. <i>Protaphorura sakatoi</i> (Yosii)	ВП	о, л	К, П, О	Алейникова, Мартынова, 1966
88. <i>Protaphorura subarctica</i> (Martynova)	ВП	о, л, п	все участки	Добролюбова, Швеенкова, 2004
89. <i>Protaphorura subarmata</i> (Gisin)	ВП	п	О	Зайнулгабилинов, 1992
90. <i>Protaphorura</i> cf. <i>taimyrica sensillata</i> (Khanislamova)	ВП	л, п	К, ВС, Б	Зайнулгабилинов, 1992
91. <i>Protaphorura</i> cf. <i>tetragrammata</i> (Gisin)	ВП	л	К	*
92. <i>Psyllaphorura pseudopodis</i> Shveenkova & Babenko	ВП	л, п	Б	Shveenkova, Babenko 2021
93. <i>Psyllaphorura silvestris</i> Shveenkova & Babenko	ВП	л, п	О, ВС	Shveenkova, Babenko 2021
94. <i>Supraphorura furcifera</i> (Börner)	ВП	о, л, п	О, ВС	Алейникова, Мартынова, 1966
95. <i>Thalassaphorura</i> cf. <i>debilis</i> (Moniez, 1890) after Sun et al., 2010, (form b)	ГП	л	К, ВС	*
Семейство Isotomidae				
96. <i>Anurophorus laricis</i> Nicolet	Впс	о, л	К, Б	Алейникова, Мартынова, 1966
97. <i>Appendisotoma bisetosa</i> Martynova	Впс	о, л, п, п	все участки	Добролюбова, Швеенкова, 2004
98. <i>Desoria blufusata</i> (Fjellberg)	Впс	п	О, ВС	Швеенкова, Петрова, 2017
99. <i>Desoria divergens</i> (Axelson)	Впс	л, п	ВС	Швеенкова, 2010
100. <i>Desoria fennica</i> (Reuter) sensu Fjellberg, 2007	Впс	п	ВС	Швеенкова, Петрова, 2017
101. <i>Desoria hiemalis</i> Schött	Впс	п	ВС	*
102. <i>Desoria zlotini</i> Martynova	Впс	о, л	К, ВС	*
<i>Desoria</i> cf. <i>zlotini</i> Martynova (экоморф)	Впс	о	К	
103. <i>Desoria propinqua</i> (Axelson)	Впс	л	К	*
104. <i>Folsomia candida</i> Willem	ВП	п	ВС	*
105. <i>Folsomia dovrensis</i> Fjellberg	ВП	о, л, п	все участки	Добролюбова, Швеенкова, 2004
106. <i>Folsomia fimetaria</i> (Linnaeus)	ВП	л, п	К, О, Б	Алейникова, Мартынова, 1966
107. <i>Folsomia fimetarioides</i> (Axelson)	ВП	л, п	К, ВС, Б	Алейникова, Мартынова, 1966
108. <i>Folsomia kuznetsovae</i> (Potapov & Taskaeva)	ВП	п	ВС	Potapov, Taskaeva, 2009
109. <i>Folsomia litsteri</i> Bagnall sensu Fjellberg, 2007	ВП	л, п	К, О	*

Продолжение табл. 1

Continuation of Table 1

1	2	3	4	5
110. <i>Folsomia manolachei</i> Bagnall	Пп	о, л, п, р	все участки	Краснобаев и др., 1991
111. <i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg)	Пп	о, л, п	К, П, О, ВС	Алейникова, Мартынова, 1966
112. <i>Folsomia tatarica</i> Martynova	Вп	о, л	все участки	Алейникова, Мартынова, 1966
113. <i>Folsomia volgensis</i> Martynova	Пп	о, л	К, О, ВС, Б	Мартынова, 1967
114. <i>Folsomides portucalensis</i> Gama	Нпс	о, л, п	К, О, ВС, Б	Смелянский, Кузнецова, 2000
115. <i>Hemisotoma thermophila</i> (Axelson)	Впс	о, л, р	К, П, Б	Алейникова, Мартынова, 1966
116. <i>Hemisotoma tribasiosetis</i> (Potapov & Stebaeva)	Вп	л, р	ВС, Б	Швеенкова, Петрова, 2017
117. <i>Isotoma anglicana</i> Lubbock	Впс	п	ВС	Зайнулгабилинов, 1992
118. <i>Isotoma viridis</i> Bourlet	Впс	о, л, п, р	все участки	Алейникова, Мартынова, 1966
119. <i>Isotoma riparia</i> (Nicolet)	Впс	п	ВС	Швеенкова, Петрова, 2017
120. <i>Isotomiella minor</i> (Schäffer)	Вп	о, л, п, р	все участки	Алейникова, Мартынова, 1966
121. <i>Isotomodes productus</i> (Axelson)	Вп	о, л, п	К, П, О, Б	Алейникова, Мартынова, 1966
122. <i>Isotomodes sexsetosus sexsetosus</i> Gama	Вп	о	К	*
123. <i>Isotomodela microlobata</i> Potapov & Stebaeva	Гп	л	ВС	Швеенкова, Петрова, 2017
124. <i>Isotomurus fucicolus</i> (Schött) sensu Fjellberg, 2007	Впс	п	О, ВС	Швеенкова, Петрова, 2017
125. <i>Jesenikia filiformis</i> Rusek	Гп	о, л	К, П, О	Добролюбова, Швеенкова, 2004
126. <i>Micranurophorus musci</i> Bernard	Гп	о, л, п	К, ВС, Б	Швеенкова, 2010
127. <i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer)	Нпс	о, л, п, р	все участки	Алейникова, Мартынова, 1966
128. <i>Proisotoma clavipila</i> (Axelson)	Нпс	о	К	*
129. <i>Proisotoma minima</i> Absolon	Нпс	о, л, п	все участки	Добролюбова, Швеенкова, 2004
130. <i>Proisotoma minuta</i> (Tullberg)	Впс	о, л, п, р	К, ВС, Б	Алейникова, Мартынова, 1966
131. <i>Proisotomodes cf. bipunctatus</i> (Axelson)	Вп	л	К	*
132. <i>Pseudanurophorus binoculatus</i> Kseneman	Вп	л, п	ВС, Б	*
133. <i>Pseudofolsomia acanthella</i> Martynova	Вп	о	П	Мартынова, 1967
134. <i>Tetracanthella pilosa</i> Schött	Впс	о, л, п	К, О, ВС, Б	Краснобаев и др., 1991
135. <i>Vertagopus cinereus</i> (Nicolet)	Впс	л	К	*
Семейство Entomobryidae				
136. <i>Drepanura</i> sp.	А	о, л	К, П, О	Зайнулгабилинов, 1992
137. <i>Entomobrya handshini</i> Stach	А	о, л, п	все участки	Краснобаев и др., 1991
138. <i>Entomobrya marginata</i> (Tullberg)	А	о, л, п, р	К, О, ВС, Б	Алейникова, Мартынова, 1966
139. <i>Entomobrya cf. multifasciata</i> (Tullberg)	А	о, л, п, р	К, ВС, Б	Алейникова, Мартынова, 1966
140. <i>Entomobrya nivalis</i> (Linnaeus)	А	о, л, п	все участки	Швеенкова, 2010
141. <i>Entomobrya superba</i> (Reuter)	А	о, л	П, О, ВС	Добролюбова, Швеенкова, 2004
142. <i>Entomobryoides myrmecophila</i> Reuter	Син	о, л	все участки	Добролюбова, Швеенкова, 2004
143. <i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius)	Впс	о, л, п	все участки	Кузнецова и др., 1994
144. <i>Lepidocyrtus violaceus</i> (Geoffroy)	Впс	о, л, п	все участки	Зайнулгабилинов, 1992
145. <i>Pseudosinella alba</i> (Packard)	Нпс	о, л, п	все участки	Алейникова, Мартынова, 1966
146. <i>Pseudosinella octopunctata</i> Börner	Нпс	о	П	Алейникова, Мартынова, 1966

Продолжение табл. 1

Continuation of Table 1

1	2	3	4	5
147. <i>Pseudosinella sexoculata</i> Schött	Нпс	о, л, п	К, О	Алейникова, Мартынова, 1966
148. <i>Pseudosinella</i> gr. <i>wahlgreni</i> (cf. <i>horaki</i> Rusek)	Нпс	о, л, п, р	все участки	Алейникова, Мартынова, 1966
149. <i>Seira squamoornata</i> (Scherbakov)	А	о, р	К, О, Б	Краснобаев и др., 1991
150. <i>Willowsia buski</i> (Lubbock)	Впс	о, л, п	все участки	Алейникова, Мартынова, 1966
151. <i>Willowsia nigromaculata</i> (Lubbock)	Впс	о, л, п	все участки	Алейникова, Мартынова, 1966
Семейство Paronellidae				
152. <i>Cyphoderus albinus</i> Nicolet	Син	о, л	К, П, О, ВС	Алейникова, Мартынова, 1966
Семейство Orchesellidae				
153. <i>Heteromurus nitidus</i> (Templeton)	Нпс	п	О	*
154. <i>Orchesella cincta</i> (Linnaeus)	А	л, п	К, ВС, Б	*
155. <i>Orchesella flavescens</i> Bourlet	А	л, п	ВС, Б	Чистовский, 1950 ^{кр}
156. <i>Orchesella multifasciata</i> Scherbakov	А	п	О	Краснобаев и др., 1991
157. <i>Orchesella villosa</i> (Geoffroy)	А	п	ВС	*
Семейство Tomoceridae				
158. <i>Tomocerina minuta</i> (Tullberg)	Нпс	о, л, п	К, О, Б	Алейникова, Мартынова, 1966
159. <i>Tomocerus vulgaris</i> (Tullberg)	Нпс	о, л, п	все участки	Алейникова, Мартынова, 1966
160. <i>Tomocerus</i> sp.	Нпс	о, л, п	К, ВС, Б	Краснобаев и др., 1991
161. <i>Pogonognathellus flavescens</i> (Tullberg)	Нпс	п	О, ВС	Алейникова, Мартынова, 1966
162. <i>Pogonognathellus longicornis</i> (Müller)	Нпс	о, л, п	К, ВС	Швеенкова, 2010
Семейство Neelidae				
163. <i>Megalothorax minimus</i> (Willem)	Гп	о, л	все участки	Зайнулгабилинов, 1992
164. <i>Neelides minutus</i> (Folsom)	Гп	л, п	О, ВС, Б	*
Семейство Sminthurididae				
165. <i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer) sensu lato	Впс	о, л, п, р	все участки	Зайнулгабилинов, 1992
166. <i>Sminthurides pseudassimilis</i> Stach	Нейс	б	К	*
Семейство Arrhopalitidae				
167. <i>Arrhopalites caecus</i> (Tullberg)	Вп	о, л, п	К, П, О	Алейникова, Мартынова, 1966
168. <i>Arrhopalites</i> cf. <i>ulehlovae</i> Rusek	Вп	л, п, р	ВС, Б	*
169. <i>Pygmarrhopalites principalis</i> (Stach)	Вп	о, л, п, р	К, ВС, Б	Алейникова, Мартынова, 1966
Семейство Katiannidae				
170. <i>Sminthurinus alpinus</i> Gisin	Впс	о, л, п	все участки	Добролюбова, Швеенкова, 2004
171. <i>Sminthurinus bimaculatus</i> (Axelson)	Впс	л, п	ВС	*
Семейство Sminthuridae				
172. <i>Allacma fusca</i> (Linnaeus)	А	л, п	К, О, ВС, Б	Алейникова, Мартынова, 1966
173. <i>Lipothrix lubbocki</i> (Tullberg)	А	л, п	О, ВС, Б	Алейникова, Мартынова, 1966
174. <i>Sminthurus nigromaculatus</i> Tullberg	А	о, л, п, р	все участки	Добролюбова, Швеенкова, 2004
175. <i>Spatulosminthurus flaviceps</i> (Tullberg)	А	о, л, п	К, О, ВС, Б	Алейникова, Мартынова, 1966
Семейство Bourletiellidae				
176. <i>Deuterosminthurus pallipes</i> (Bourlet)	Впс	о, л, п	К, П, О, ВС	Алейникова, Мартынова, 1966
177. <i>Deuterosminthurus bicinctus</i> (Koch)	Впс	о, п	К, П, О, ВС	Алейникова, Мартынова, 1966

Окончание табл. 1

End of Table 1

1	2	3	4	5
178. <i>Fasciosminthurus</i> sp.	Впс	о, л, п, р	все участки	Алейникова, Мартынова, 1966
Семейство Dicyrtomidae				
179. <i>Dicyrtoma fusca</i> Lubbock	Впс	л, п	О, Б	Швеенкова, 2023
180. <i>Ptenothrix atra</i> Linnaeus	А	л, п	О, ВС, Б	Чистовский, 1950 ^{кр}
Семейство Poduridae				
181. <i>Podura aquatica</i> Linnaeus	Нейс	п, б	К, ВС	*

П р и м е ч а н и я: Пензенск. – выявлен в Пензенском районе, в смешанном лесу в окрестностях с. Леонидовка, Сердобск. – выявлен в Сердобском районе в степном биотопе, * – впервые отмечается для Среднего Поволжья, ^{кр} – ссылка на автора дана по Краснобаев и др., 1991; участки заповедника: К – Кунчеровский, П – Попереченский, О – Островцовский, ВС – Верховья Суры, Б – Борок; биотопы: о – открытые местообитания (степные, луговые), л – лесные, п – пойменные, р – редкотравье на песке в пойме реки Кадады, б – болото; жизненные формы: А – атмобионт, Впс – верхнеподстильный, Нпс – нижнеподстильный, Пп – подстильно-почвенный, Вп – верхнепочвенный, Гп – глубокопочвенный, Син – синэкоморфный, Нейс – нейстонный.

В фауне коллембол заповедных участков Пензенской области преобладают виды семейств Isotomidae (22 %) и Onychiuridae (16 %) (рис. 1,а), а также высока доля представителей Tullbergiidae и Hypogastruridae (по 12 %). По 9 % фаунистического спектра приходится на Neanuridae и Entomobryidae, видовое разнообразие остальных 11 семейств невысоко (1–5 видов, или 1–3 %). Доминирование изотомид в региональных фаунах Голарктики давно известный факт [35], рекордных значений это семейство достигает в Арктике (до 33 %), и для зоны широколиственных лесов характерна вы-

сокая доля изотомид (около 25 %) [7]. Хотя в исследуемом лесостепном регионе Isotomidae также преобладают, однако отличительной особенностью фауны является высокое разнообразие Onychiuridae и Tullbergiidae. Эти семейства представлены исключительно почвенными (эуэдафическими) формами, которые в фаунистическом комплексе коллембол Пензенской области составляют более 45 % (рис. 1,б). Доля поверхностных обитателей также высока – около 40 % видов, тогда как на гемиедафические приходится 15 % видового состава.

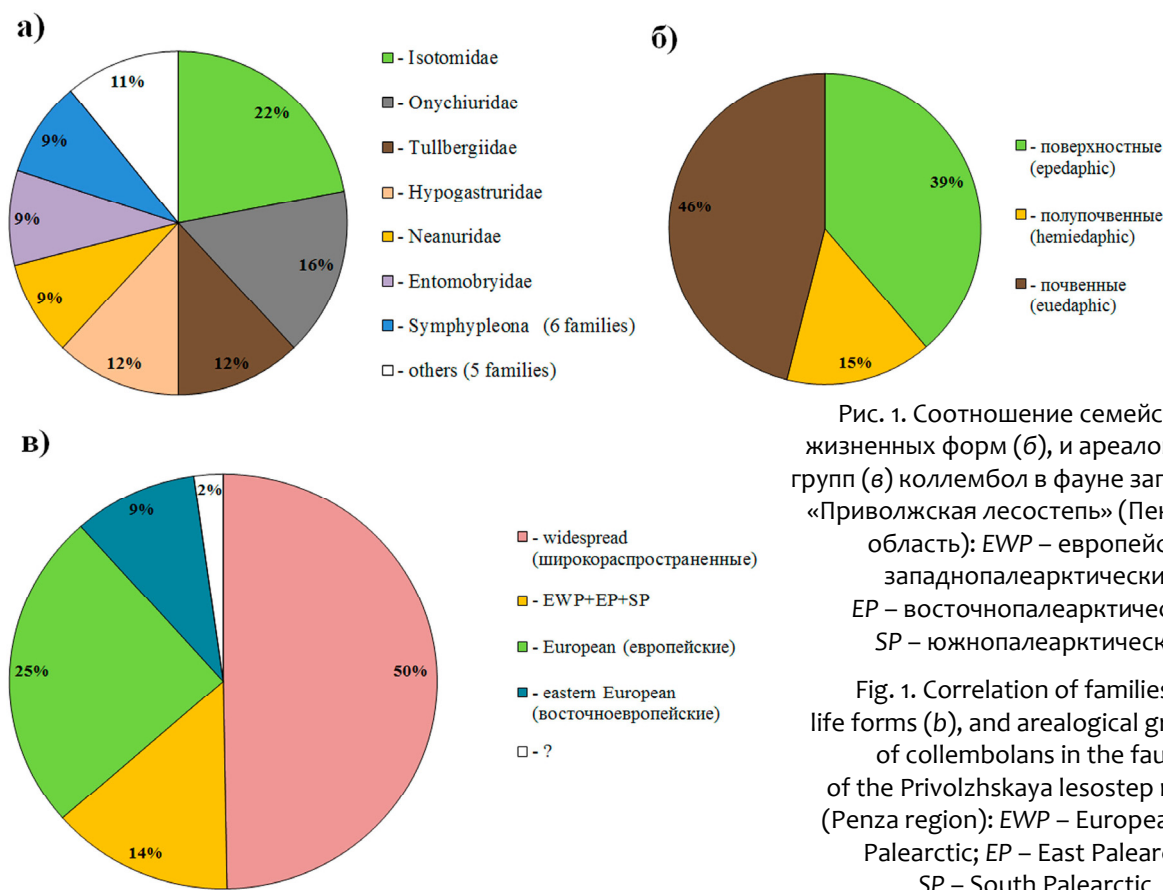


Рис. 1. Соотношение семейств (а), жизненных форм (б), и ареалогических групп (в) коллембол в фауне заповедника «Приволжская лесостепь» (Пензенская область): EWP – европейско-западнопалеарктический; EP – восточнопалеарктический; SP – южнопалеарктический

Fig. 1. Correlation of families (a), life forms (b), and arealogical groups (c) of collembolans in the fauna of the Privolzhskaya lesostep reserve (Penza region): EWP – European-West Palearctic; EP – East Palearctic; SP – South Palearctic

Большая доля видов семейства Onychiuridae отмечается и для пахотных черноземов в лесостепной зоне Курской области [36]. Семейство Tullbergiidae характеризуется наиболее высоким видовым разнообразием в аридных районах Голарктики [35]. В заповеднике «Приволжская лесостепь» выявлено 29 видов из 10 родов Onychiuridae и 21 вид из 11 родов Tullbergiidae. Разнообразные виды и рода Tullbergiidae – представители глубокопочвенной формы, проявляют приуроченность к глубоким горизонтам черноземов. Например, в стандартных количественных пробах, глубиной до 10 см, находки *Granuliphorura ghilarovi* (= *Tullbergia ghilarovi*) редки и единичны. Однако в 2000 г. под вейниковым лугом Попереченского участка выявлено 242 особи этого вида в 10 пробах, в основном в горизонтах 10–40 см. Кроме широко встречаемых родов *Mesaphorura* и *Metaphorura*, в Пензенской области отмечены *Stenaphorura*, *Neonaphorura*, *Doutnacia*, *Granuliphorura*, *Wankeliella*, *Karlstejnia*, *Najtiaphorura*, *Pongeiella* и *Jevania*. Виды трех последних родов имеют дизъюнктивный ареал и зарегистрированы в наших сборах впервые для территории России [13, 25].

Наиболее богатые рода *Protaphorura* (12 видов), *Folsomia* (10), *Mesaphorura* (8) и *Oligaphorura* (7). Первые три рода в широколиственных лесах и тундрах европейской части России также характеризуются высоким видовым разнообразием [5, 7]. Однако обращает на себя внимание необычно высокое количество видов *Oligaphorura* в пределах одного региона лесостепной зоны. Мы проанализировали встречаемость видов *Oligaphorura* в контрастных биотопах заповедника [37] – лесные и степные фитоценозы; песчаные почвы и черноземы на суглинках; поверхностные горизонты до глубины 10 см и глубокие слои 30–60 см (табл. 2). В целом леса и верхнепочвенные горизонты более благоприятны для рода *Oligaphorura* в лесостепной зоне (здесь отмечены все 7 видов). Степные биотопы и глубокие слои почв осваивают специализированные формы (6 и 4 вида, соответственно). Наиболее сильным дифференцирующим фактором выступает тип почвы, 5 видов строго разделены: *O. absoloni*, *O. psammophila* и *O. mazei* приурочены к легким почвам; *O. humicola* и *O. imosolica* отмечены только в черноземах постледниковых ландшафтов. При совместном обитании (*O. uralica* с *O. imosolica* в выщелоченных черноземах на суглинке, и с *O. mazei* в нетипичном черноземе на песках) меньшие размеры «более глубокопочвенных» форм можно рассматривать как морфологическую адаптацию к глубине. Так,

максимум обилия относительно крупного вида *O. uralica* приходится на слой 10–20 см. Напротив, мелкие формы *O. imosolica* и *O. mazei* более обильны (встречаемы) в глубоких горизонтах 30–50 см. Таким образом, ниши видов расходятся вертикально в почвенном пространстве. Возможность некоторых видов коллембол обитать в глубоких почвенных горизонтах, вероятно, связана с физиологическими отличиями. Экспериментально показаны физиологические адаптации коллембол к глубине: эуэдафические (почвенные) виды *Collembola* имеют более низкую частоту дыхания и проявляют большую толерантность к гиперкарбии по сравнению с гемиедафическими или поверхностными видами (в отличие от обитателей глубоких слоев, особи некоторых поверхностных видов были парализованы при искусственном увеличении концентрации CO₂ в газовой камере [38, 39]). Предполагают, что питание коллембол, обитающих в глубоких почвенных горизонтах, связано с корнями растений (обилие коллембол в средних и глубоких слоях почвы положительно коррелирует с биомассой корней и с органическим углеродом [40]). *O. absoloni* – самый широкораспространенный вид среди *Oligaphorura* (трансголарктический), однако в исследуемом регионе набрал больше всех «избеганий биотопа» – среди мозаики ландшафтов этот вид выявлен только в лесах, на легких по составу почвах, не встречен глубже 10 см. Для *O. absoloni* показана ацидофилия [41]. В свою очередь, филогенетическими данными подтверждается появление ацидофилов раньше в процессе эволюции [42]. Исследователи отмечают редкость ацидофильных форм, в том числе *O. absoloni*, в восточноевропейских широколиственных лесах, тогда как в таежных экосистемах вид часто является массовым [6, 7]. Вероятно, *O. absoloni* является более древней формой, приспособленной к обитанию в поверхностных горизонтах кислых почв. Два вида (*O. uralica* и *O. stojkoe*) выявлены практически во всех исследуемых контрастных биотопах. Первый широко распространен в европейской лесостепи и может достигать высокого обилия. Напротив, *O. stojkoe* отмечается локально и в единичных количествах, однако в заповеднике этот вид регулярно фиксируется в наиболее ксерофитном биотопе типчаковой степи по 10–23 экз. за учет. Интересен факт, что специфический доминант типчаковой степи *Folsomides portucalensis* (около 90 % обилия) в других биотопах регистрируется также единично, взрослые особи этого вида могут переживать засуху в состоянии ангидробиоза [21]). *O. stojkoe* является ксерорезистентным видом

и, возможно, также имеет физиологические адаптации к засушливым условиям. В этом биотопе обитают и другие ксерорезистентные и/или редкие виды – *Axenyllodes ghilarovi*, *Pratanurida podolica* (ранее отмечался только на Украине), *Simonachorutes weinerae* (был известен только из типового местообитания – Испания, в дубовом лесу и кустарниковом биотопе), *Stachorutes gracilis* (описан по материалам

из заповедника, условно эндемичный). Разоб-
щение экологических ниш сходных по габитусу
видов рода *Oligaphorura*, вероятно, связано
с различными физиологическими и морфологи-
ческими адаптациями, а также пищевой специа-
лизацией. В лесостепи развитие этих адаптаций
и разделение почвенных форм поддерживается
не только мозаичностью ландшафтов, но и вы-
раженной вертикальной составляющей среды.

Таблица 2

Встречаемость видов *Oligaphorura* в контрастных типах биотопов лесостепи Пензенской области

Table 2

Occurrence of *Oligaphorura* species in contrasting types of forest-steppe biotopes of the Penza region

Вид	Тип фитоценоза		Тип почвы		Почвенный горизонт	
	лес	степь	легкие песчаные	последниковые – черноземы	подстилка и почва до 10 см	почвенные слои 30–60 см
<i>O. uralica</i>	+	+	+	+	+	+
<i>O. stojkoe</i>	+	+	+	+	+	?
<i>O. absoloni</i>	+	–	+	–	+	–
<i>O. masei</i>	+	+	+	–	+	+
<i>O. psammophila</i>	+	+	+	–	+	?
<i>O. imosolica</i>	+	+	–	+	+	+
<i>O. humicola</i>	+	+	–	+	+	+

Широко распространённые виды (космопо-
литы, голаркты и транспалеаркты) составляют
половину фаунистического комплекса коллем-
бол Пензенской области (50 %) (рис. 1,8). Еще
14 % фауны представлено видами с более уз-
кими ареалами (западно-палеарктическими,
восточно-палеарктическими, южнопалеаркти-
ческими и др.). Третью часть спектра (34 %)
образуют виды с восточноевропейским (9 %)
и европейским (25 %) распространением.
Высокая доля узкораспространённых видов
(европейских и восточноевропейских), вероят-
но, является особенностью фауны коллембол
лесостепи Среднего Поволжья. Редкие формы
с дизъюнктивным ареалом сохраняются
в последниковых рефугиумах, наличие кото-
рых обеспечивается сложным рельефом [43],
характерным, в том числе, и для лесостепных
ландшафтов. Только в наших материалах выяв-
лены так называемые, условно эндемичные ви-
ды: *Stachorutes gracilis*, *Najtiaphorura*
dobrolubovae, *Wankeliella* sp. n. (aff. *intermedia*),
Oligaphorura masei, *O. psammophila*,
Psyllaphorura pseudopodis. Некоторые виды
были известны из нескольких точек или только
для типового местообитания, и обнаружение их
в Пензенской области – это вторая-третья реги-
страция очередной части дизъюнктивного аре-
ала: *Pratanurida podolica*, *Simonachorutes*
weinerae, *Axenyllodes echinatus*, *Jevania fage-
tica*, *Metaphorura orestia*, *Pongeiella stojano-*

vorum, *Oligaphorura humicola*, *O. stojkoe*,
Granuliphorura ghilarovi (= *Tullbergia ghilarovi*),
Hemisotoma tribasiosetis, *Isotomodella*
microlobata.

В фауне исследуемого региона также при-
сутствуют различные виды, находящиеся на
границах своих ареалов, и лимитированные пе-
реходными экологическими и климатическими
условиями лесостепной зоны. Многие виды
выявлены на южной/юго-восточной границе
местообитания: *Willemia multilobata*,
Pseudachorutes andrei, *Wankeliella medialis*,
Karlstejnina norvegica, *Metaphorura denisi*,
Agraphorura naglitshi, *Allonychiurus volinensis*,
Hymenaphorura inopinata, *Oligaphorura*
imosolica, *Psyllaphorura silvestris*, *Desoria*
divergens, *Folsomia kuznetsovae*, *Isotomodes*
sexsetosus sexsetosus. С другой стороны, евро-
сибирские, южнопалеарктические, западнопа-
леарктические виды проникают в зону восточ-
ноевропейской лесостепи и регистрируются
в Пензенской области на северной/северо-
западной или западной/юго-западной границах
ареалов (*Ceratophysella stercoraria*, *Desoria zlo-
tini*, *Granaturida baicalica*).

Закключение

Таким образом, в фаунистическом комплек-
се коллембол заповедника «Приволжская лесос-
тепь» зарегистрированы различные виды,

находящиеся на границах распространения, либо имеющие дизъюнктивный ареал. Наши находки некоторых видов на территории Пензенской области позволяют значительно расширить известные границы их ареалов обитания и существенно дополнить фаунистический список коллембол Среднего Поволжья. Фауна коллембол в исследованных природных ландшафтах восточноевропейской лесостепи отличается преобладанием почвенных форм и высоким разнообразием семейств Onychiuridae и Tullbergiidae. Третью часть фауны составляют

виды с европейским и восточноевропейским распространением. В целом видовое богатство коллембол заповедника отражает разнообразие фитоценозов, а также почвенного покрова участков. Охраняемые экосистемы, не затронутые ледником, особенно интересны в фаунистическом аспекте. С другой стороны, комплекс глубокообитающих коллембол выявляется в богатых гумусом и высокоструктурированных черноземах. Специфичная и богатая фауна коллембол заповедника подчеркивает ценность охраняемых биоценозов лесостепи.

Список литературы

1. Potapov A., Bellini B., Chown S., [et al.]. Towards a global synthesis of Collembola knowledge – challenges and potential solutions // *Soil Organisms*. 2020. Vol. 92, № 3. P. 161–188. doi:10.25674/so92iss3pp161
2. Bellinger P. F., Christiansen K. A., Janssens F. (1996–2023): Checklist of the Collembola of the World. URL: <http://www.collembola.org>
3. Потапов М. Б. Ногохвостки // Большая российская энциклопедия. М., 2013. Т. 23. С. 260–261.
4. Babenko A., Fjellberg A. *Collembola Septentrionale*. A catalogue of springtails of the Arctic regions. М. : KMK Scientific Press Ltd, 2006. 190 p.
5. Бабенко А. Б. Ногохвостки (Hexapoda, Collembola) тундровых ландшафтов Кольского полуострова // *Зоологический журнал*. 2012. Т. 91, № 4. С. 411.
6. Кузнецова Н. А. Типы населения коллембол в хвойных лесах европейской части СССР // *Экология микроартропод лесных почв*. М. : Наука, 1988. С. 24–52.
7. Чернов А. В., Кузнецова Н. А., Потапов М. Б. Население коллембол Восточноевропейских широколиственных лесов // *Зоологический журнал*. 2010. Т. 89, № 5. С. 559–573.
8. Алейникова М. М., Мартынова Е. Ф. Ландшафтно-экологический обзор фауны почвенных ногохвосток (Collembola) Среднего Поволжья // *Pedobiologia*. 1966. Bd. 6. S. 35–64.
9. Мартынова Е. Ф. К диагностике некоторых видов ногохвосток родов *Folsomia* Willem. и *Pseudofolsomia*, gen. n. (Collembola, Isotomidae), отмеченных на территории Среднего Поволжья // *Энтомологическое обозрение*. 1967. Т. XLVI, № 4. С. 845–849.
10. Зайнулгабидинов Э. Р. Изменение комплекса коллембол под влиянием техногенного засоления и рекультивации почв : автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. М., 1992. 18 с.
11. Кузнецова Н. А., Иорданский С. Н., Потапов М. Б. Оценка антропогенной трансформации почвенного населения микроартропод в целях индикации состояния лесов г. Тольятти. Биоиндикация: теория, методы, приложения / под ред. Г. С. Розенберга. Тольятти : Интер-Волга, 1994. С. 147–175.
12. Добролюбова Т. В., Швеевкова Ю. Б. Сообщества коллембол (HEXAPODA, COLLEMBOLA) экотонного ряда «степь – лес» в заповеднике «Приволжская лесостепь» // *Зоологический журнал*. 2004. Т. 83, № 1. С. 40–48.
13. Швеевкова Ю. Б. Фауна и население коллембол (Hexapoda: Collembola) в зональных биотопах лесостепи Среднего Поволжья // *Зоологический журнал*. 2010. Т. 89, № 2. С. 1–17.
14. Швеевкова Ю. Б. Сообщества коллембол (Hexapoda: Collembola) в биотопах лесостепного трансекта Кунчеровского участка заповедника «Приволжская лесостепь» // *Известия ПГПУ им. В. Г. Белинского, естественные науки*. 2010. Вып. 17, № 21. С. 74–81.
15. Кузнецова Н. А., Бокова А. И., Сараева А. К., Швеевкова Ю. Б. Структура видового разнообразия почвенных ногохвосток (Hexapoda, Collembola) сосновых лесов Кавказа и Русской равнины: мультимасштабный подход // *Зоологический журнал*. 2019. Т. 98, № 2. С. 149–162. doi:10.1134/S0044513419020120
16. Дюкова Г. Р., Новикова Л. А. Перспективы восстановления почвенного и растительного покрова Островцовской лесостепи // *Геоботанические, анатомо-морфологические и физиологические особенности растений и сообществ Пензенской области : сб. науч. трудов. Пенза : ПГПУ, 1992. С. 11–12.*
17. Кудрявцев А. Ю. Пространственно-временная динамика и сукцессионные процессы в лесных экосистемах заповедника «Приволжская лесостепь»: Типы леса участка «Верховья Суры» // *Научные исследования в заповедниках и национальных парках за 2015–2021 гг. Симферополь : Бизнес-Информ, 2022. Вып. 5. С. 232–233.*
18. Белобров В. П., Воронин А. Я., Баранцев П. Е. [и др.]. Почвы заповедников и национальных парков Российской Федерации. М. : Фонд «Инфосфера» НИА-Природа, 2012. 476 с.
19. Силева Т. М., Чернова О. В. Характеристика почв Островцовского и Кунчеровского участков заповедника «Приволжская лесостепь» // *Биологическое разнообразие и динамика природных процессов в заповеднике «Приволжская лесостепь» : тр. гос. прир. заповед. «Приволжская лесостепь». Пенза, 1999. Вып. 1. С. 25–33.*
20. Pomorski R. J. Onychiurinae of Poland (Collembola: Onychiuridae) // *Genus (International Journal of Invertebrate Taxonomy (Supplement))*. Wrocław, 1998. P. 1–201.

21. Potapov M. Synopses on Palaearctic Collembola. Volume 3. Isotomidae // Abhandlungen und Berichten des Naturkundemuseums Görlitz. 2002. Bd. 73, № 2. S. 1–603.
22. Dunger W., Schlitt B. Synopses on Palaearctic Collembola. Tullbergiidae // Soil organisms. Senckenberg. Museum of Natural History Görlitz. Germany, 2011. V. 83, № 1. P. 1–168.
23. Городков К. Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон Европейской части СССР // Ареалы насекомых европейской части СССР. Атлас. Карты. Л. : Наука, 1984. С. 3–20.
24. Стебаева С. К. Жизненные формы ногохвосток (Collembola) // Зоологический журнал. 1970. Т. 49, Вып. 10. С. 1437–1454.
25. Shveenкова Yu. B., Potapov M. B. A new species of the Spingtail genus *Najtiaphorura* (Collembola, Onychiuridae, Tullbergiinae) from the Middle Volga River Basin // Entomological Review. 2004. Vol. 84, № 7. P. 835–839.
26. Smolis A., Shveenкова Yu. B. A new species of the genus *Stachorutes* Dallai, 1973 from Russia (Collembola, Neanuridae) // Animal Biodiversity and Conservation, Museu de Ciències Naturals, Institut de Cultura, Ajuntament de Barcelona. 2006. Vol. 29, № 1. P. 43–47.
27. Potapov M. B., Taskaeva A. A. Analysis of vicarious species *Folsomia kuznetsovae* sp. n. and *F. bisetosa* Gisin (Collembola: Isotomidae) // Russian Journal of Entomology. 2009. Vol. 18, № 1. P. 1–6.
28. Shveenкова Yu. B., Potapov M. B. Three new species of Oligaphorurini (Collembola: Onychiuridae) without anal spines from European Part of Russia // Russian Entomological Journal. 2012. Vol. 20, № 4. P. 351–360.
29. Shveenкова Yu. B., Babenko A. B. Two new species of the genus *Psyllaphorura* (Collembola: Onychiuridae) from the east of European Russia // Zootaxa. 2021. Vol. 4965, № 1. P. 114–128. doi:10.11646/zootaxa.4965.1.5
30. Shveenкова Yu. B., Babenko A. B. New species of the genus *Oligaphorura* (Collembola, Onychiuridae) from the forested steppe zone of Russia // Zoologicheskii Zhurnal. 2021. V. 100, № 6. P. 627–639. doi:10.31857/S0044513421040139
31. Краснобаев Ю. П., Любвина И. В., Потапов М. Б. [и др.]. Фауна беспозвоночных Жигулей // I. Введение. Подкласс Arterygota (Insecta), подотряд Adephaga (Insecta, Coleoptera). Сам. Лука. Бюллетень. Самара, 1991. № 1. С. 85–102.
32. Смелянский И. Э., Кузнецова Н. А. Пространственная структура населения почвенно-подстилочных микроартропод на катене в степном Заволжье // Зоологический журнал. 2000. Т. 79, № 1. С. 19–30.
33. Шveenкова Ю. Б., Петрова А. В. Особенности видового состава коллембол (Hexapoda, Collembola) речных пойм лесостепи // XV съезд Русского энтомологического общества. Материалы съезда. Новосибирск : Гамамонд, 2017. С. 544–545.
34. Шveenкова Ю. Б. Локальное разнообразие коллембол (HEXAPODA, COLLEMBOLA) в старовозрастных ландшафтах лесостепи Среднего Поволжья // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2018. Vol. 3 (2). doi:10.21685/2500-0578-2018-2-4
35. Капрусь И. Я. Таксономическая структура и типология региональных фаун ногохвосток (Collembola) Евразии // Науч. зап. гос. природоведч. музея. 2010. Вып. 26. С. 39–50.
36. Mironov S. Yu. Springtail Community (Hexapoda, Collembola) in Arable Chernozems of Kursk Oblast // Entomological Review. 2006. Vol. 86, suppl. 2. P. S147–S151.
37. Шveenкова Ю. Б. Разнообразие и дифференциация почвообитающих коллембол рода *Oligaphorura* (Collembola) в европейской лесостепи // Актуальные проблемы зоологии России и сопредельных территорий : сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с международным участием, посвящ. памяти профессора Вадима Викторовича Золотухина. Ульяновск : Мастер-Студия, 2022. С. 187–193.
38. Villani M. G., Allee L. L., Diaz A., Robbins P. S. Adaptive strategies of edaphic arthropods // Annu Rev Entomol. 1999. Vol. 44. P. 233–256. doi:10.1146/annurev.ento.44.1.233
39. Zinkler D. Vergleichende Untersuchungen zur Atmungsphysiologie von Collembolen (Apterygota) und anderen Bodenklinarthropoden // Zeitschrift für vergleichende Physiologie. 1966. Vol. 52. S. 99–144. doi:10.1007/BF00343157
40. Potapov A. M., Goncharov A. A., Semenina E. E. [et al.]. Arthropods in the subsoil: Abundance and vertical distribution as related to soil organic matter, microbial biomass and plant roots // European Journal of Soil Biology. 2017. Vol. 82. P. 88–97.
41. Loranger G., Bandyopadhyaya I., Razaka B., Ponge J. F. Does soil acidity explain altitudinal sequences in collembolan communities? // Soil Biology and Biochemistry. Elsevier. 2001. Vol. 33, № 3. P. 381–393.
42. Ponge J. F. Acidophilic Collembola: living fossils? Contributions from the Biological Laboratory // Kyoto University 29, 2000. P. 65–74.
43. Deharveng L., Bedos A., Daugeron C. [et al.]. Organization, usefulness and limitations of an ATBI (All Taxa Biodiversity Inventory): the inventory of terrestrial invertebrates in the Mercantour National Park // Zoosystema. 2015. Vol. 37, № 1. P. 9–30.

References

1. Potapov A., Bellini B., Chown S., et al. Towards a global synthesis of Collembola knowledge – challenges and potential solutions. *Soil Organisms*. 2020;92(3):161–188. doi:10.25674/so92iss3pp161
2. Bellinger P.F., Christiansen K.A., Janssens F. (1996–2023): *Checklist of the Collembola of the World*. Available at: <http://www.collembola.org> (accessed: 21.01.23).

3. Potapov M.B. Springtails. *Bol'shaya rossiyskaya entsiklopediya = Great Russian Encyclopedia*. Moscow, 2013;23:260–261. (In Russ.)
4. Babenko A., Fjellberg A. *Collembola Septentrionale. A catalogue of springtails of the Arctic regions*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd, 2006:190.
5. Babenko A.B. Springtails (Hexapoda, Collembola) of tundra landscapes of Kola peninsula. *Zoologicheskiy zhurnal = Zoological journal*. 2012;91(4):411. (In Russ.)
6. Kuznetsova N.A. Population types of springtails in coniferous forests of the European part of the USSR. *Ekologiya mikro-artropod lesnykh pochv = Ecology of micro-arthropod forest soils*. Moscow: Nauka, 1988:24–52. (In Russ.)
7. Chernov A.V., Kuznetsova N.A., Potapov M.B. Collembolan population of Eastern European broadleaf forests. *Zoologicheskiy zhurnal = Zoological journal*. 2010;89(5):559–573. (In Russ.)
8. Aleynikova M.M., Martynova E.F. Landscape-ecological review of the fauna of soil springtails (Collembola) of the Middle Volga region. *Pedobiologia = Pedobiology*. 1966;bd.6:35–64. (In Russ.)
9. Martynova E.F. On the diagnosis of some springtail species of the genera *Folsomia* Willem. and *Pseudofolsomia*, gen. n. (Collembola, Isotomidae) noted in the territory of the Middle Volga region. *Entomologicheskoe obozrenie = Entomological Review*. 1967;XLVI(4):845–849. (In Russ.)
10. Zaynulgabidinov E.R. Changes in the complex of springtails under the influence of technogenic salinization and soil reclamation. Phd abstract. Moscow, 1992:18. (In Russ.)
11. Kuznetsova N.A., Iordanskiy S.N., Potapov M.B. *Otsenka antropogennoy transformatsii pochvennogo naseleniya mikroartropod v tselyakh indikatsii sostoyaniya lesov g. Tol'yatti. Bioindikatsiya: teoriya, metody, prilozheniya = Assessment of the anthropogenic transformation of the soil population of microarthropods in order to indicate the state of forests of the town of Tolyatti. Bioindication: theory, methods, applications*. Tol'yatti: Inter-Volga, 1994:147–175. (In Russ.)
12. Dobrolyubova T.V., Shveenkov Yu.B. Springtail communities (HEXAPODA, COLLEMBOLA) of the “steppe-forest” ecotone series in the “Privolzhskaya lesostep” nature reserve. *Zoologicheskiy zhurnal = Zoological journal*. 2004;83(1):40–48. (In Russ.)
13. Shveenkov Yu.B. Fauna and population of collembolans (Hexapoda: Collembola) in zonal biotopes of the forest-steppe of the Middle Volga region *Zoologicheskiy zhurnal = Zoological journal*. 2010;89(2):1–17. (In Russ.)
14. Shveenkov Yu.B. Collembola communities (Hexapoda: Collembola) in the biotopes of the forest-steppe transect of the Kuncherovsky section of the Privolzhskaya lesostep nature reserve. *Izvestiya PGPU im. V. G. Belinskogo, estestvennye nauki = Proceedings of Belinsky Penza State Pedagogical University, Natural Sciences*. 2010;17(21):74–81. (In Russ.)
15. Kuznetsova N.A., Bokova A.I., Saraeva A.K., Shveenkov Yu.B. Structure of species diversity of soil springtails (Hexapoda, Collembola) in pine forests of the Caucasus and the Russian Plain: a multiscale approach. *Zoologicheskiy zhurnal = Zoological journal*. 2019;98(2):149–162. (In Russ.). doi:10.1134/S0044513419020120
16. Dyukova G.R., Novikova L.A. Prospects for the restoration of the soil and vegetation cover of the Ostrovtsovskaya forest-steppe. *Geobotanicheskie, anatomo-morfologicheskie i fiziologicheskie osobennosti rasteniy i soobshchestv Penzenskoy oblasti: sb. nauch. trudov = Geobotanical, anatomical, morphological and physiological features of plants and communities of the Penza region: proceedings*. Penza: PGPU, 1992:11–12. (In Russ.)
17. Kudryavtsev A.Yu. Spatial-temporal dynamics and succession processes in the forest ecosystems of the reserve “Privolzhskaya lesostep”: Forest types of the site “Upper Sura”. *Nauchnye issledovaniya v zapovednikakh i natsional'nykh parkakh za 2015–2021 gg. = Scientific research in reserves and national parks for 2015–2021*. Simferopol: Biznes-Inform, 2022;(5):232–233. (In Russ.)
18. Belobrov V.P., Voronin A.Ya., Barantsev P.E. et al. *Pochvy zapovednikov i natsional'nykh parkov Rossiyskoy Federatsii = Soils of reserves and national parks of the Russian Federation*. Moscow: Fond «Infosfera» NIA-Priroda, 2012:476. (In Russ.)
19. Sileva T.M., Chernova O.V. Soil characteristics of the Ostrovtsovsky and Kuncherovsky sections of the Privolzhskaya Lesostep Nature Reserve. *Biologicheskoe raznoobrazie i dinamika prirodnykh protsessov v zapovednike «Privolzhskaya lesostep'»: tr. gos. prir. zapoved. «Privolzhskaya lesostep'» = Biological diversity and dynamics of natural processes in the reserve “Privolzhskaya lesostep”: proceedings of “Privolzhskaya lesostep” nature reserve*. Penza, 1999;(1):25–33. (In Russ.)
20. Pomorski R.J. Onychiurinae of Poland (Collembola: Onychiuridae). *Genus (International Journal of Invertebrate Taxonomy (Supplement))*. Wrocław, 1998:1–201.
21. Potapov M. Synopses on Palearctic Collembola. Volume 3. Isotomidae. *Abhandlungen und Berichten des Naturkundemuseums Görlitz*. 2002;73(2):1–603.
22. Dunger W., Schlitt B. Synopses on Palearctic Collembola. Tullbergiidae. *Soil organisms. Senckenberg. Museum of Natural History Görlitz*. Germany, 2011;83(1):1–168.
23. Gorodkov K.B. Types of habitats of insects in the tundra and forest zones of the European part of the USSR. *Ar-ealy nasekomykh evropeyskoy chasti SSSR. Atlas. Karty = Areas of insects in the European part of the USSR. Atlas. Maps*. Leningrad: Nauka, 1984:3–20. (In Russ.)
24. Stebaeva S.K. Life forms of springtails (Collembola). *Zoologicheskiy zhurnal = Zoological journal*. 1970;49(10):1437–1454. (In Russ.)

25. Shveenkov Yu.B., Potapov M.B. A new species of the Springtail genus *Najtiaphorura* (Collembola, Onychiuridae, Tullbergiinae) from the Middle Volga River Basin. *Entomological Review*. 2004;84(7):835–839.
26. Smolis A., Shvejonkova J.B. A new species of the genus *Stachorutes* Dallai, 1973 from Russia (Collembola, Neanuridae). *Animal Biodiversity and Conservation, Museu de Ciències Naturals, Institut de Cultura, Ajuntament de Barcelona*. 2006;29(1):43–47.
27. Potapov M.B., Taskaeva A.A. Analysis of vicarious species *Folsomia kuznetsovae* sp. n. and *F. bisetosa* Gisin (Collembola: Isotomidae). *Russian Journal of Entomology*. 2009;18(1):1–6.
28. Shvejonkova Yu.B., Potapov M.B. Three new species of Oligaphorurini (Collembola: Onychiuridae) without anal spines from European Part of Russia. *Russian Entomological Journal*. 2012;20(4):351–360.
29. Shveenkov Yu.B., Babenko A.B. Two new species of the genus *Psyllaphorura* (Collembola: Onychiuridae) from the east of European Russia. *Zootaxa*. 2021;4965(1):114–128. doi:10.11646/zootaxa.4965.1.5
30. Shveenkov Yu.B., Babenko A.B. New species of the genus *Oligaphorura* (Collembola, Onychiuridae) from the forested steppe zone of Russia. *Zoologicheskii Zhurnal = Zoological journal*. 2021;100(6):627–639. doi:10.31857/S0044513421040139
31. Krasnobaev Yu.P., Lyubvina I.V., Potapov M.B. et al. Invertebrate fauna of Zhiguli. I. *Vvedenie. Podklass Apterygota (Insecta), podotryad Adephaga (Insecta, Coleoptera)*. Sam. Luka. *Byulleten' = I. Introduction. Subclass of Apterygota (Insecta), suborder Adephaga (Insecta, Coleoptera)*. Samarskaya Luka. *Bulletin*. Samara, 1991;(1):85–102. (In Russ.)
32. Smelyanskiy I.E., Kuznetsova N.A. Spatial structure of the population of soil-litter microarthropods on the catena in the steppe Trans-Volga region. *Zoologicheskii zhurnal = Zoological journal*. 2000;79(1):19–30. (In Russ.)
33. Shveenkov Yu.B., Petrova A.V. Peculiarities of the species composition of springtails (Hexapoda, Collembola) of river floodplains in the forest-steppe. *XV s"ezd Russkogo entomologicheskogo obshchestva. Materialy s"ezda = XV meeting of the Russian Entomological Society. Proceedings of the meeting*. Novosibirsk: Ga-ramond, 2017:544–545. (In Russ.)
34. Shveenkov Yu.B. Local diversity of springtails (HEXAPODA, COLLEMBOLA) in old-growth landscapes of the forest-steppe of the Middle Volga region. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2018;3(2). (In Russ.). doi:10.21685/2500-0578-2018-2-4
35. Kaprus' I.Ya. Taxonomic structure and typology of regional springtail (Collembola) faunas of Eurasia. *Nauch. zap. gos. prirodovedch. Muzeya = Research nature reserve of State Museum of Natural Sciences*. 2010;(26):39–50. (In Russ.)
36. Mironov S.Yu. Springtail Community (Hexapoda, Collembola) in Arable Chernozems of Kursk Oblast. *Entomological Review*. 2006;86(suppl. 2):S147–S151.
37. Shveenkov Yu.B. Diversity and differentiation of soil-dwelling springtails of the genus *Oligaphorura* (Sollembola) in the European forest-steppe. *Aktual'nye problemy zoologii Rossii i sopredel'nykh territoriy: sb. materialov Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunarodnym uchastiem, posvyashch. pamyati professora Vadima Viktorovicha Zolotukhina = Topical issues of zoology in Russia and adjacent territories: proceedings of All-Russian conference with international participation, dedicated to the memory of professor Vadim Zolotukhin*. Ulyanovsk: Master-Studiya, 2022:187–193. (In Russ.)
38. Villani M.G., Allee L.L., Díaz A., Robbins P.S. Adaptive strategies of edaphic arthropods. *Annu Rev Entomol*. 1999;44:233–256. doi:10.1146/annurev.ento.44.1.233
39. Zinkler D. Vergleichende Untersuchungen zur Atmungsphysiologie von Collembolen (Apterygota) und anderen Bodenklinarthropoden. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*. 1966;52:99–144. doi:10.1007/BF00343157
40. Potapov A.M., Goncharov A.A., Semenina E.E. et al. Arthropods in the subsoil: Abundance and vertical distribution as related to soil organic matter, microbial biomass and plant roots. *European Journal of Soil Biology*. 2017;82:88–97.
41. Loranger G., Bandyopadhyaya I., Razaka B., Ponge J.F. Does soil acidity explain altitudinal sequences in collembolan communities? *Soil Biology and Biochemistry. Elsevier*. 2001;33(3):381–393.
42. Ponge J.F. Acidophilic Collembola: living fossils? *Contributions from the Biological Laboratory Kyoto University*. 2000;29:65–74.
43. Deharveng L., Bedos A., Daugeron C. et al. Organization, usefulness and limitations of an ATBI (All Taxa Biodiversity Inventory): the inventory of terrestrial invertebrates in the Mercantour National Park. *Zoosystema*. 2015;37(1):9–30.