



Розділ 2. Головні систематичні групи безхребетних

Цей розділ включає нариси про окремі систематичні групи безхребетних, які є типовими мешканцями печер України. Нариси підготовлено фахівцями, які мають найбільший досвід у дослідженні відповідних груп тварин, у тому числі: нематод, молюсків, ракоподібних, павуків, кліщів, ногохвісток, жуків.

Chapter 2. Main systematic groups of invertebrates

This chapter includes the descriptions of the separate systematic groups of the cavernicolous invertebrates in Ukraine. This reviews has been prepared by the zoologists, who has most large practice in the investigations of some animal groups, among them there are: nematodes, molluscs, crustaceans, spiders and mints, collembolans, and beetles.

2.1. Нематоди (Nematoda)

Nematodes (Nematoda). — **Oleksandr Holovachov.** — Overview of records of soil nematodes in three Ukrainian caves is given. About 40 species from 29 genera were found. Microbivorous species were found to be the most species-rich group. Predators and omnivorous species were also common, whereas fungivores and plant-parasites were species-poor. No obligatory plant-parasitic nematodes were found. Several aspects of the biology of cavernicolous nematodes as well as possible ways of the formation of cave nematodofauna are briefly discussed. Possible habitats for nematode speciation are also noted.

Обсяг групи

Із понад 400 видів ґрунтових нематод, відомих для фауни України, більше 40 виявлено в печерах Млинки, Гребінь, Романія (=Дружба). Даний матеріал зібраний під час хіроптерологічних експедицій. Систематичні дослідження печерної нематодофауни в межах України не проводили. Загалом, вивчення нематодофауни печер у світі носить випадковий характер [4]. Лише І. Андраші проводив багаторічні дослідження печери Барадла [2, 3], які дали підстави описати екологічні особливості видів нематод з цієї печери. В Україні досліджено нематод із 3-х печер: Млинки, Гребінь, Романія.

Розподіл видів за місцезнаходженнями

Печера Млинки — виявлено 17 видів: один вид мікофагів *Ditylenchus* cf. *exilis* Brzeski, 1984; 11 видів бактеріофагів *Acrobeloides* sp., *Alaimus* sp., *Ereptonema arcticum* Loof, 1971, *Eucephalobus striatus* (Bastian, 1865), *Plectus armatus* Buetschli, 1873, *Plectus exinocaudatus* Truskova, 1976, *Plectus geophilus* de Man, 1880, 4 види сапробіонтів *Cuticularia oxycerca* (de Man, 1895), *Phasmarhabditis papillosa* (Schneider, 1966), *Rhabditis* spp. (2 види); один вид хижаків *Mononchus* sp.; 4 види усеїдних нематод з родів *Aporcelaimellus*, *Eudorylaimus*, *Mesodorylaimus*, *Takamangai*.

Печера Гребінь — відомо 14 видів: один вид фітофагів *Filenchus* cf. *vulgaris* (Brzeski, 1963); 8 видів бактеріофагів *Alaimus* sp., *Eucephalobus hopperi* Marinari-Palmisano, 1967, *Plectus aquatilis* Andrassy, 1985, *Plectus elongatus* Maggenti, 1961, *Plectus geophilus*, *Plectus refusus* Tahseen et al., 1994, з них 2 види сапробіонтів *Ablechroiulus ciliatus* (Fuchs, 1931), *Rhabditis* sp.; 3 види хижаків *Tobrilus* sp., *Tripyla* sp., *Aporcelaimus* sp.; 2 види всеїдних з родів *Eudorylaimus* та *Mesodorylaimus*.

Печера Романія — обліковано 22 види: 3 види мікофагів *Aphelenchoides* sp., *Deladenus* sp., *Ditylenchus* cf. *exilis*; 10 видів бактеріофагів *Alaimus* sp., *Anaplectus granulatus* (Bastian, 1865), *Cephalobus elongatus* de Man, 1880, *Monhystrella* sp., *Myolaimus heterurus* Cobb, 1920, *Plectus elongatus*, *Plectus geophilus*, *Pseudacrobeles pseudolatus* (Hernandez, 1990), 2 види сапробіонтів *Phasmarhabditis papillosa*, *Rhabditis* sp.; 6 видів хижаків з родів *Aporcelaimus*, *Mononchus*, *Miconchus*, *Prionchulus*, *Tobrilus*, *Tripyla* (2 види); 3 види усеїдних з родів *Dorylaimoides*, *Eudorylaimus*, *Takamangai*.

Систематика

Виявлені види нематод належать до 17 родин шести рядів. До ряду Eoplida належать роди *Alaimus*, *Tripyla* та *Tobrilus*. Ряд Dorylaimida представлений родами *Aporcelaimellus*, *Aporcelaimus*, *Dorylaimoides*, *Eudorylaimus*, *Mesodorylaimus*, *Miconchus*, *Mononchus*, *Prionchulus*, *Takamangai*. Ряд Chromadorida — *Anaplectus*, *Ereptonema*, *Plectus*. До ряду Monhysterida належить один вид роду *Monhystrella*. Ряд Rhabditida — найбагатший за видовим складом, представлений родами *Ablechroiulus*, *Acrobeloides*, *Cephalobus*, *Cuticularia*, *Eucephalobus*, *Myolaimus*, *Phasmarhabditis*, *Pseudacrobeles*, *Rhabditis*. Ряд Tylenchida включає види з родів *Aphelenchoides*, *Deladenus*, *Ditylenchus*, *Filenchus*.

Характер перебування в печерах

Літературні дані та власні матеріали свідчать про відсутність типово троглобіонтних груп нематод вищого таксономічного рангу. Обсяг наших знань не дає підстав стверджувати, що види, описані з печер як нові для науки і більше ніде не виявлені, є троглобіонтами. Великий відсоток печерної нематодофауни, зокрема фітонематоди, потрапляють в печери із ґрунтовими водами, і в умовах печер не розмножуються [3], тому не можуть вважатися троглобіонтними. Найбільшу частку видів печерної нематодофауни складають бактеріофаги, які, маючи часто короткі цикли розмноження і високу плодючість, швидко захоплюють осередки гниття (труп тварин, фекалії тощо), а нестачу харчових ресурсів переживають у стадії спокою (яйця, спеціалізовані личинки). Облігатних сапробіонтів нами не виявлено.

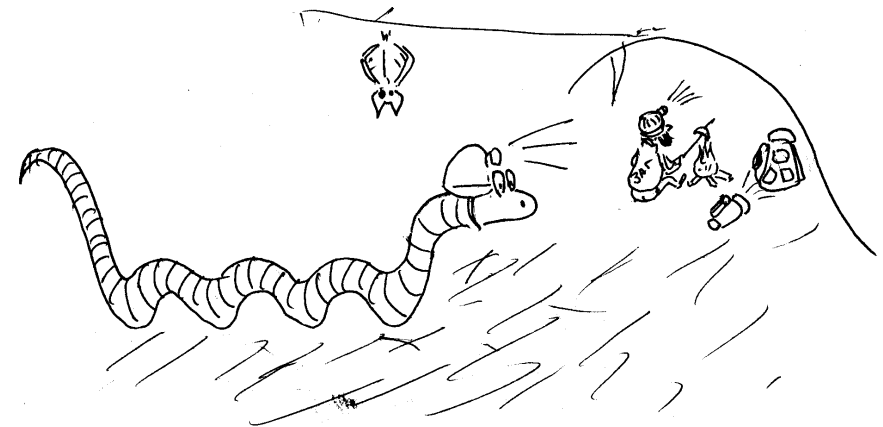
Існує два джерела формування печерної нематодофауни. Із ґрунту через вхідні отвори та щілини в корінних породах зі струменями ґрунтових (поверхневих) вод нематоди можуть потрапляти у підземні порожнини, де і продовжують існувати протягом певного часу. Більшість їх гине, не знайшовши необхідних харчових ресурсів. В основному це високоспеціалізовані фітопаразити. В печерах виживають і нормально розвиваються переважно бактеріофаги, мікофаги і хижаки, не пов'язані із фотосинтезуючими організмами. Так, очевидно, і сформувалася фауна нематод досліджених печер.

Інший шлях — з підземними водами, які є основним джерелом формування підземних порожнин, особливо у вапнякових породах. Таким шляхом, очевидно, в печери проникли представники типово морських родів *Desmoscolex*, *Halalaimus*, *Thalassoalaimus*, виявлені в печерах Югославії [3]. Як показали дослідження С. Цалоліхіна [1], підземні води можуть служити шляхом для проникнення морських представників у континентальні водойми, розташовані на значній відстані від океанічного узбережжя.

Слід вказати на можливість видоутворення безпосередньо в печерах, де потенційними для видоутворення середовищами є такі унікальні біотопи, як термічні та мінеральні джерела, сапробіос (гуано кажанів та саланганів), асоційовані з ним гриби, а також організми інших типових тварин-троглобіонтів (паразитизм та коменсалізм, розвиток сапробіонтів на шкірі та слизових оболонках хребетних тощо).

Джерела інформації: [1] — Цалоліхін, 1982; [2] — Andrassy, 1959; [3] — Andrassy, 1965; [4] — Poinar, Sarbu, 1994.

Олександр Головачов



Троглофілі. Рис. О. Головачова.



2.2. Моллюски (Mollusca)

Molluscs (Mollusca). — Vitaliy Anistratenko. — The two species of Molluscs are definitely known in the Ukrainian Fauna which can be considered as troglobionts, namely: *Pisidium zoctanum* Poli, 1876 (Bivalvia) and *Paladilhiopsis carpathica* L. Soos, 1940 (Gastropoda). At least 20 species of troglobionts from genera *Belgrandiella*, *Moitessieria*, *Bythiospeum*, *Hauffenia* etc. live in adjacent regions of Europe. Some species are interpreted as troglobionts without the sufficient reasons.

Обсяг групи. У фауні України, за нашими оцінками, є близько 650 видів моллюсків, більшість яких належить до класів черевоногі (Gastropoda, ~500 видів) і двостулкові (Bivalvia, ~150 видів); у Чорному морі відомі знахідки 2 видів класу хітонів та 1 вид класу лопатоногих. Підходи до оцінки кількості видів у малакологів дуже різняться, і наведені цифри значно перевищують оцінки «традиційних» систематиків, проте загальна кількість видів складає не менше 500. Видів, що приурочені переважно або виключно до печерних біотопів, в Україні відомо мало, проте у краще досліджених печерних регіонах суміжних з Україною країн відомо понад 20 таких видів.

Характеристика групи. Печерна фауна водних моллюсків Європи досліджена слабо. У літературі останніх десятиліть варто відмітити серію статей Рено Бернасconi, що присвячені спеціальному вивченню фауни і систематики черевоногих моллюсків з підземних карстових вод Західної і Центральної Європи [4–7]. Цей дослідник докладно описав конхологію та анатомію багатьох видів родини Hydrobiidae s. l., зокрема, з родів *Belgrandiella* Wagner, 1927, *Moitessieria* Bourguignat, 1863, *Bythiospeum* Bourguignat, 1882, *Hauffenia* Pollonera, 1898, *Palacanthilhiopsis* Bernasconi, 1988 та ін.

Є вказівки на знахідки у солонуватих водах печер Румунії черевоногого моллюска *Semisalsa dobrogica* (Grossu et Negrea, 1989) [4–7]. На підставі поданих цим автором рисунків мушлі і деяких внутрішніх органів цього моллюска можна впевнено віднести до роду *Thalassobia* з родини Littoridinidae. Представники цієї групи приурочені до мезогалінних вод Чорного і Азовського морів, а також лагун і опріснених (12–15 ‰) ділянок Середземномор'я і Східної Атлантики. Чи є ця знахідка наслідком випадкового потрапляння евригалінного морського виду в печерні води або це схожа за морфологією окрема група видів-троглобіонтів, сказати важко без спеціального додаткового вивчення матеріалу.

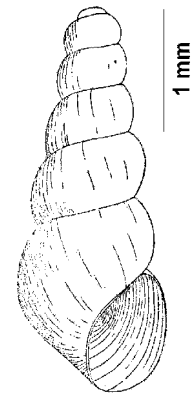
В літературі є відомості про кілька видів дрібних двостулкових моллюсків родини Pisidiidae з печер Кавказу. Два види (*Pisidium subterraneum*, *P. cavaticum*) описані В. Жадіним [1, 8] і один (*Pisidium ljevuschkini*) — Я. Старобогатовим [3]. В. Кнісс [2] згадує 5 видів роду *Horatia* та 7 видів *Paladilhiopsis*, виявлених в печерах Абхазії та Краснодарського краю. Ще близько 25 видів Кнісс згадує як троглофілів або як мешканців гірських джерел.

В Україні поки немає оглядів, присвячених спелеофауні моллюсків. Існують вказівки на виявлення окремих видів у печерних водоймах України і суміжних країн. У печерах Криму знайдено *Pisidium zoctanum* Poli, 1876 [10]. Єдиний достовірно відмічений в Україні печерний черевоногий моллюск (стіглобіонт) — *Paladilhiopsis carpathica* L. Soos, 1940 — виявлений у “печерах Говерли” (Івано-Франківщина) (рис.).

У суміжних областях Румунії та Польщі відомі два види роду *Paladilhiopsis*, а також кілька видів *Belgrandiella* й *Bythiospeum*, знайдених у підземних водоймах. Є вказівки [9] на виявлення видів роду *Bythinella* Moquin-Tandon, 1856, що характерні для дрібних гірських водойм, також в печерах і колодязях. Це дозволяє припустити, що список троглобіонтних моллюсків України у подальшому буде значно розширений.

Деякі види черевоногих моллюсків відносять до троглофілів (напр., Wolf [10]) лише на підставі їх виявлення у печерах. Ця стосується, зокрема, видів *Succinea oblonga* Draparnaud, 1801, *Vallonia pulchella* (O. F. Müller, 1774), *Melanoides tuberculatus* (O. F. Müller, 1774) і деяких інших, що мають великі ареали, в межах яких вони приурочені до відкритих (непечерних) просторів і водойм. У зразках з колодязів, окрім черевоногих моллюсків, трапляються дрібні двостулкові з родини Pisidiidae: *Euglesa casertana* (Poli, 1791) та *E. fossarina* (Clessin in Westerlund, 1873). Ці види мешкають переважно у відкритих водоймах, і у зв'язку з цим не варто на підставі рідкісних їх знахідок у криницях вважати їх облигатними мешканцями підземель.

Джерела інформації: [1] — Жадин, 1952; [2] — Кнісс, 2001; [3] — Старобогатов, 1962; [4] — Bernasconi, 1984; [5] — Bernasconi, 1990a; [6] — Bernasconi, 1990b; [7] — Bernasconi, 1992; [8] — Shadin, 1932; [9] — Szarowska, Falniowski, 1997; [10] — Wolf, 1938 (цит. за: Кнісс, 2001).



Paladilhiopsis carpathica



2.3. Ракоподібні (Crustacea)

Crustaceans (Crustacea). — Robert Vargovich. — Review of species of this classis recorded from subterranean habitats: 52 taxa are mentioned from the order Copepoda, 2 Ostracoda, 1 Bathynellacea, 4 Isopoda, 15 Amphipoda. Troglo- and stygofauna is represented by: *Speocyclops tauricus*, *Acanthocyclops kieferi*, *Moraria subterranea*, *Bryocamptus tauricus*, *B. bispinosus*, *Speodiaptomus birsteini*, *Cypridopsis subterranea*, *Bathynella natans*, *Taurologidium stygium*, *Typhloligidium coecum*, *T. karabija-jlae*, *Tauronethes lebedinskyi*, *Niphargus vadimi*, *N. dimorphus*, *N. tatrensis tauricus*, *N. stygius poloniticus*, *N. s. corinae*, *N. s. hoverlicus*, *N. puteanus baloghi*, *N. p. carpathorossicus*, *N. p. komareki*, *N. leopoliensis*, *N. kochianus polonicus*, and several undescribed taxa of *Niphargus* and *Synurella*.

Обсяг групи

У складі підземної фауни ракоподібних (клас Crustacea) України відомі представники 3-х підкласів: Maxillopoda (ряд Copepoda), Ostracoda (ряд Ost-racoda), Malacostraca (ряди Bathynellacea, Isopoda та Amphipoda). Найбільш повно вивчені циклопоподібні копеподи. Інші ряди досліджені нерівномірно і недостатньо.

Copepoda

Cyclopoidea. Найбільш повні відомості про фауну циклопів України та прилеглих територій (в тому числі і стосовно підземних вод) містяться у монографіях В. Монченко [16, 20], за якими, в основному, наводяться нижче-згадані види. Оскільки крім печерних водойм підземні води представлені колодзями, джерелами та інтерстиціаллю, ми вважаємо доцільним згадати види, що населяють всі ці біотопи.

Власне стігобіонтних (троглобіонтних) видів, що населяють печери, в Україні всього два: кримський ендемік *Speocyclops tauricus* Borutzky — описаний з печери Крубера в Криму [11] та *Acanthocyclops kieferi* (Chappuis) — відмічений для печер Угольського масиву в Українських Карпатах (Романія, Молочний камінь), та печери Голубих озер на Поділлі [17, 19]. Останній вид відомий також з печер Румунії, Угорщини, Югославії та Німеччини [16].

Крім стігобіонтних видів, в печерах та штольнях України відмічені також стігофіли та стігоксени. В Карпатах і Закарпатті це: *Diacyclops clandestinus* — в печерах Угольського масиву [19]; *A. viridis* та *Tropocyclops prasinus* — у обводненій штольні біля с. Глибоке на Закарпатті [13]. Для печер

Криму відома досить різноманітна, але неспецифічна фауна крім стігофіла *D. clandestinus* [20]: убіквіст *Eucyclops serrulatus* знайдений в кримській печері Суук-Коба [2], стігоксен *D. languidooides*, евритопні *Cyclops vicinus*, *A. americanus*, *A. vernalis*, *D. bicuspidatus*.

Таблиця 1. Видовий склад циклопоподібних що зустрічаються в гіпогейних водах України (за даними з праці В. Монченко [20: табл. 26–28])

Вид (підвид)	Карпати і Закарпаття	Крим	Рівнинні райони
<i>Acanthocyclops americanus</i> (Marsh)	+	+	+
<i>A. americanus</i> f. <i>spinosa</i> Monch.	+		+
<i>A. gigas</i> (Claus)			+
<i>A. kieferi</i> (Chappuis)	+		
<i>A. venustus venustus</i> (Norm. et Scott)		+	
<i>A. vernalis</i> (Fischer)	+	+	+
<i>A. vernalis</i> f. <i>robusta</i> (Sars)		+	+
<i>A. viridis</i> (Jur.)	+	+	+
<i>A. viridis</i> f. <i>oligotrichus</i> Monch.	+		
<i>Cyclops furcifer</i> Claus			+
<i>C. strenuus</i> Fischer			+
<i>C. vicinus</i> Uljanin		+	+
<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus)	+	+	+
<i>D. bicuspidatus</i> (s. lat.)			+
<i>D. bisetosus</i> (Rehberg)	+		+
<i>D. clandestinus</i> (Kiefer)	+	+	+
<i>D. cohabitatus</i> Monch.	+		
<i>D. crassicaudis</i> (Sars)			+
<i>D. crassicaudis brachycercus</i> Kief.			+
<i>D. hypnicola</i> (Gurn.)	+		+
<i>D. languidooides</i> f. <i>italiana</i> Kief.	+		
<i>D. languidooides</i> (Lill.)	+	+	+
<i>D. languidus</i> (Sars)	+		+
<i>D. languidus belgicus</i> (Kief.)			+
<i>D. languidus deminutus</i> Šterba	+		
<i>D. languidus disjunctus</i> (Thall.)	+		+
<i>D. odessanus</i> (Schm.)	+	+	+
<i>Eucyclops agiloides</i> (Sars)		+	
<i>E. persistens tauricus</i> Monch. et Sopova		+	
<i>E. serrulatus</i> (Fisch.)	+	+	+
<i>Eucyclops speratus</i> (Lill.)			+
<i>Macrocyclus albidus</i> (Jur.)			+
<i>M. fuscus</i> (Jur.)			+
<i>Metacyclus minutus</i> (Claus)	+		
<i>Microcyclus rubellus</i> (Lill.)			+
<i>M. varicans</i> (Sars)			+
<i>Paracyclus affinis</i> (Sars)		+	+
<i>P. chiltoni</i> (Thomson)		+	+
<i>P. fimbriatus</i> (Fisch.)	+	+	+
<i>P. poppei</i> (Rehberg)			+
<i>Speocyclops tauricus</i> Borutzky		+	
<i>S. demetiensis</i> (Scoun)		+	
<i>Tropocyclops prasinus</i> (Fisch.)		+	

Більш різноманітна фауна гіпогейних вод інших місцезнаходжень: колодязів, інтерстиціалі, джерел (табл. 1). Так, для підземних вод Східних Карпат і Закарпаття В. Монченко [20] наводить 20 видів, серед яких два — ендеміки Карпат: *D. cohabitatus* та *A. viridis* f. *oligotrichus*. В Українських Карпатах також імовірно знахідки деяких стігобіонтних видів родів *Speocyclops*, *Acanthocyclops*, *Eucyclops*, *Diacyclops* та ін., вказаних для сусідніх Румунії, Угорщини, Словаччини [16]. Для гіпогейних вод Криму наведено 19 видів, в числі яких — кримський ендемік *E. persistens tauricus* (колодязі та джерела) [18, 20, 21]. Для закритих вод рівнинних районів виявлена найвища видова різноманітність — 30 видів (табл. 1).

Harpacticoida. Печерні представники підряду Harpacticoida відомі з Криму [2, 6, 23]: *Moraria subterranea* (Carl) з печери Кизил-Коба; *Bryocamptus bispinosus* Borutzky та *Attheyella crassa* (Sars) з печери Суук-Коба; *Bryocamptus tauricus* Borutzky з печери Карані-Коба на Карабі-яйлі. У витоках підземних вод Українських Карпат відмічені *Attheyella crassa* (Sars), *A. trispinosa* (Brady), *Bryocamptus pygmaeus* (Sars) та *B. zschokkei* (Smeil) [22].

Calanoida. Стігобіонтного представника підряду Calanoida — *Speodiaptomus birsteini* Borutzky — описано зі Скельської печери в Криму [9, 12]. Це — монотипний рід, ендемік кримської спелеофауни, що відомий до теперішнього часу лише з однієї печери.

Ostracoda

Cypridopsis subterranea Wolf та *Candona neglecta* Sars відмічені для джерел та колодязів Українських Карпат [22]. Перший вид вважається стігобіонтом. В наших печерах поки що не знайдені.

Bathynellacea

Bathynellacea — давня примітивна група переважно типово гіпогейних синкарид. Перші відомості про знаходження цього ряду і двох підвидів *Bathynella natans* Vejdovsky в Україні (на півдні країни) приводить В. Монченко [15]. В колодязях с. Данило-Іванівка Мелітопольського р-ну Запорізької обл. ним знайдений *B. natans stammeri* Jakobi. В цій же публікації за знахідкою В. Поліщука описано новий підвид — *B. natans ukrainica* Monchenko з джерела Чумше біля с. Володимирівка Одеської обл. Крім того вид відомий з підземних вод басейну Прута [22]. В наших печерах поки що не відмічений.

Isopoda

В печерах Криму Oniscoidea представлені троглобіонтними ендемічними родами родин Ligiidae (роди *Taurologidium*, *Typhloligidium*) та Trichoniscidae (рід *Tauronethes*).

Taurologidium stygium Borutzky описаний зі Скельської печери, та печери-шахти на Ай-Петрі [2, 8, 10]. Нами знайдено представників цього роду в печерах на Ай-Петрі: в Каскадній на глибинах до –350 м, в маленькій печері-щіліні (–8 м) неподалік печери Зюк, печ. Геофізичній (–35 м і –60 м), а також в різних частинах Скельської печери. *Typhloligidium coecum* (Carl) описаний з печери Кизил-Коба [10]. *Typhloligidium karabijajlae* Borutzky описаний з печери-шахти на Карабі-яйлі [2, 8]. Представників *Typhloligidium* імовірно цього ж виду ми також виявили на Карабі-яйлі в печері Солдатська (–40 до –500 м) та на дні печери Профсоюзна. *Tauronethes lebedinskyi* Borutzky населяє Скельську печеру [7, 10; наші дані].

Isopoda із печер Українських Карпат і Закарпаття не вивчені. Наші знахідки трогломорфних депігментованих Oniscoidea в печері-штольні поблизу м. Мукачева і в печерах системи Черлений Камінь свідчать про присутність троглобіонтних видів у регіоні. У привходових частинах печер і на дні вхідних колодязів вертикальних печер часто зустрічаються неадаптовані до підземного життя види (з очима і пігментом) — троглоксени і троглофіли.

Amphipoda

Підземні бокоплави України представлені 3–4 родами з родин Niphargidae, Gammaridae і Crangonyctidae. Група вивчена фрагментарно.

Родина Niphargidae представлена родом *Niphargus*. Найчастіше зустрічається у джерелах та струмках поблизу них, куди виноситься підземними водами, а також у печерах та інтерстиціалі.

Підземних бокоплавів Криму вивчав Я. Бірштейн [1, 3]. Ним описано три види *Niphargus*: *N. vadimi* Birstein з водойми на нижньому поверсі Скельської печери [1]; *N. dimorphus* Birstein та *N. tatrensis tauricus* Birstein — з виходів підземних вод на поверхню [1, 3]. В наших зборах з карстових печер на Карабі, Ай-Петрі та Долгоруківській яйлах є форми, відмінні від описаних Я. Бірштейном і, за попереднім аналізом, являють 4 нові для науки види.

Відомості про підземних бокоплавів Українських Карпат знаходимо у М. Страшкраби [29] та І. Дедю [14], що описали 6 підвидів двох видів: *Niphargus stygius polonicus* Straškraba (Полонинські Карпати); *N. s. corinae* Dedyu та *N. s. hoverlicus* Dedyu (джерела на Говерлі); *N. puteanus baloghi* (Dudich) (м. Хуст); *N. p. carpathorossicus* Straškraba (джерела на горах Близниці та Апшинець); *N. p. komareki* (Karaman) (джерела в уроч. Кузій). За літературними даними, на заході України *Niphargus* представлений ще двома видами: *Niphargus leopoliensis* Jaworowski описаний із колодязя у Львові, а пізніше знайдений у різних частинах Польщі [28]; *N. kochianus polonicus* Schellenberg описаний із Станіслава (сучасний Івано-Франківськ) [27].

Наші численні знахідки вказують на широке розповсюдження *Niphargus* в Українських Карпатах та його широкий таксономічний спектр. Представ-

ники роду знайдені як у виходах підземних вод на поверхню, так і в більшості природних та штучних підземель з водоймами. Нові форми також знайдено в печері Буковинка в Чернівецькій області та катакомбах поблизу с. Незвисько на Дністрі (Івано-Франківщина).

Gammaridae підземних вод Криму та Українських Карпат представлені звичайним епігейним видом *Gammarus (Rivulogammarus) balcanicus* Schäferna, який, однак, часто зустрічається у виходах підземних вод [1, 14, 26], а іноді і у печерах (печера Романія, Верхня штольня в ур. Кузій, штольня біля с. Глибоке та ін.) У печері Солдатська на Карабі-яйлі поряд із *Niphargus* нами виявлено трогломорфного Gammaridae gen. sp.

Crangonyctidae підземних вод України відомі двома видами: *Synurella ambulans* (F. Muller) — із криниць та джерел Криму [1] та *S. philareti* Birstein — з нижньої течії Дніпра [25]. Форми комплексу *S. ambulans* ми виявили і на Закарпатті, як у гірських виходах підземних вод (джерела на г. Сокоlecь та в околицях с. Бабаєво Перечинського р-ну; у джерелах притоків р. Синявка на Мукачівщині та джерелах в ур. Багно на Іршавщині), так і у рівнинних наземних водоймах Закарпатської низовини (канали біля с. Батєво). *S. ambulans* — надзвичайно варіабельний вид (або комплекс видів), з багатьма підвидами та формами з різною ступінню пристосованості до підземних вод, поширений у Центральній, Східній і Південній Європі [25]. В джерелі на острові Хортиця (Запоріжжя) знайдено ще один, невідомий, вид *Synurella* sp. з вираженими трогломорфними ознаками.

Характер перебування у печерах

Ракоподібні печер та споріднених біотопів представлені як у водних, так і у сухопутних екосистемах. Підземні Cuscloroida та Naeracticoida є типовими мешканцями інтерстиціальних та фреатичних вод, з якими заносяться і до відкритих печерних водойм. Calanoida є здебільшого пелагічними фільтраторами — типовими мешканцями поверхневих стоячих водойм, тому наявність стігобіонтного виду *Speodiaptomus birsteini* в печерних водоймах Криму, де фітопланктон відсутній, є нетиповим для групи явищем [5].

Кримські троглобіонтні мокриці представляють сухопутну фауну ракоподібних. Проте, в Солдатській печері ми спостерігали багатьох особин як на стінах, так і у струмку, причому локомоторна активність у воді (під водою) виглядала вищою. Імовірно, висока відносна вологість печер може призвести до амфібіонтного способу життя як сухопутних, так і водних форм [4].

Гіпогейно-стігобіонтні бокоплавці відомі в Україні поки що єдиним родом *Niphargus*. Цей найбільш політипний рід підземних бокоплавців включає біля 200 видів і заселяє всі типи прісних підземних вод майже всієї Європи. Підземний спосіб життя рачків спричинив низку морфологічних, біологічних та екологічних особливостей.

Трогломорфність проявляється у відсутності очей і пігменту та потоншенням і видовженням тіла (“attenuation of body” [24]), яка разом з розмірами тіла корелює з формою і розмірами підземного середовища (інтерстиціаль, мезопсаммон, відкриті печерні води) [24]. На відміну від епігейних, підземні бокоплавці продукують менше, але більших за розмірами яєць, мають довшу тривалість життя (до 35 років для *N. virei* [26]), низький відсоток репродукуючих самок (хоча відсоток самок вищий, ніж самців, а вікова структура популяції зміщена в бік переважання дорослих) [24]. Імовірно троглобіонтним джерелом є різноманітна органіка, що розкладається, та асоційовані з нею мікроорганізми, що потрапляють з поверхні шляхом фільтрації через щілини у породах і прямим стоком струмків, що заходять під землю.

Щільність популяцій лімітується кількістю наявної органіки та сезонними факторами пересихання водойм чи, навпаки, паводковими явищами. Найчисельнішу стабільну мікропопуляцію *Niphargus* ми спостерігали на нижньому поверсі штольні Довгаруня: сотні особин у невеликому за площею та практично непроточному відрізку струмка, зі значною кількістю намулистого матеріалу, акумульованого на дні. На верхньому поверсі штольні, де струмок добре проточний і дно не замулене, рачки зустрічаються лише поодинокі. У несприятливі періоди рачки зариваються у намул, де переживають посуху. За твердженням Я. Бірштейна [1] та І. Дедю [14], види родів *Gammarus* та *Niphargus* ніколи не змішуються і не зустрічаються разом. Наші спостереження в печері Кизил-Коба та у вищезгаданих підземеллях Українських Карпат вказують, що представники цих родів зустрічаються у спільних локалітетах, правда, зі значним чисельним переважанням одного з родів.

Серед інших груп підземних безхребетних України ракоподібні займають чільне місце за кількістю троглобіонтних (стігобіонтних) видів. Водні ракоподібні є індикаторами чистоти підземних водойм. Зважаючи на міжпопуляційну варіабельність, пов’язану з ізоляцією підземних біотопів, рачків можна використовувати для вивчення карстових гідрографічних сіток.

Джерела інформації: [1] — Бірштейн, 1961; [2] — Бірштейн, 1963; [3] — Бірштейн, 1964; [4] — Бірштейн, 1985; [5] — Бірштейн, Левушкін, 1967; [6] — Боруцький, 1940; [7] — Боруцький, 1949; [8] — Боруцький, 1950; [9] — Боруцький, 1962а; [10] — Боруцький, 1962б; [11] — Боруцький, 1965; [12] — Боруцький та ін., 1991; [13] — Варгович, 1993а; [14] — Дедю, 1963; [15] — Монченко, 1968; [16] — Монченко, 1974; [17] — Монченко, 1984; [18] — Монченко, 1986; [19] — Монченко, 1993; [20] — Монченко, 2003; [21] — Монченко, Сопова, 1984; [22] — Полищук, Гарасевич, 1986; [23] — Borutzky, 1930; [24] — Holsinger, 1994; [25] — Karaman, 1974; [26] — Mathieu, Turquin, 1992; [27] — Schellenberg, 1936; [28] — Skalski, 1980; [29] — Straškraba, 1957.

Роберт Варгович



2.4. Ногохвістки (Collembola)

Collembolans. — **Robert Vargovich.** — 80 collembolan species were recorded from Ukrainian caves. 10–11 troglobiont species were found among genera *Arrhopalites*, *Oncopodura*, (?)*Typhlogastrura*, and possibly *Megalothorax*, *Protaphorura* & *Gisinea*. Crimean speleofauna is the most specific with several endemic troglobionts.

Обсяг групи

Фауна ногохвісток України нараховує понад 520 видів (усне повідомлення І. Капруса). З них у печерах сьогодні відомо 80 видів — представники 12 родин. Однак, ступінь вивченості спелеоколемболофауни недостатній, особливо у Криму, що призведе до розширення національного списку у майбутньому [14]. Переважна більшість колембол є схильними до троглофілії, значна кількість — троглоксени. Справжніх (трогломорфних) троглобіонтів в Україні — біля 10–11 видів, які відомі переважно з Криму.

Огляд групи за регіонами

Крим. Кримська фауна печерних ногохвісток вирізняється ендемічністю та відносним багатством троглобіонтних форм. Очевидно, це в значній мірі зумовлено відносною географічною ізольованістю Гірсько-Кримського карсту, а саме, гірських платоподібних яйл, де підземні карстові форми найбільш розвинені, а також геологічною історією Гірського Криму, що тривалий час носив острівний характер [2].

Систематичне вивчення фауни ногохвісток кримських печер тільки розпочинається. Комплекс трогломорфних троглобіонтів представлений видами з родин Oncopoduridae, Hypogastruridae, Arrhopalitidae та, імовірно, Neelidae і Neanuridae. На даний момент список троглобіонтів складають: *Oncopodura hamata* Carl & Lebedinsky (печери масивів Ай-Петрі, Долгоруківський, Карабі, Чатир-Даг); (?)*Typhlogastrura*¹ sp. (Скельська печера); 4 нових види Symphyleona з роду *Arrhopalites* [18]: *A. karabiensis* (печери на Карабі), *A. peculiaris* (Ай-Петрі), *A. tauricus* (Карабі, Долгоруківський масив, Чатир-Даг, Ай-Петрі), *A. kaprusi* (Карабі, Долгоруківський масив, Чатир-Даг), та, імовірно, *Megalothorax* sp. (Карабі, Долгоруківський масив) з деякими ознаками трогломорфізму. Перехідними до троглобіонтного способу життя є також *Arrho-*

palites pseudosecondarius skelicus із печер на Ай-Петрі, що відрізняється від троглофільного типового *A. pseudosecondarius* з Кизил-Коби і печер на Карабі рядом тяжіючих до трогломорфізму ознак [18]. Цікавою є знахідка у кримських печерах, імовірно троглобіонтного, представника нового для України роду *Gisinea* Massoud, що з родини Neanuridae (особисте повідомлення І. Капруса). Два описані на сьогодні види цього роду відомі лише з печери у Бельгії і лісової підстилki у Сибіру.

Кримські троглофіли представлені комплексами ендемічних та широкоареальних видів з родин Hypogastruridae, Onychiuridae, Arrhopalitidae, Isotomidae, Entomobryidae, та Neelidae. Hypogastruridae відомі нещодавно описаним з печер Ай-Петрінської яйли видом *Ceratophysella vargovychi* Skarżyński, Kaprus' & Shrubovych [12], виявленим також в печерах Карабійської та Долгоруківської яйл. Іншими представниками родини є *Hypogastrura* cf. *subboldorii* Delamare et Jacquemart (Ай-Петрі) та *Ceratophysella* gr. *armata* (печери на Карабі та Скельська печера). Ці три види масові в окремих ділянках печер, зустрічаються на значних глибинах, але за характером пігментації тіла та очей не можуть вважатися троглобіонтними. Родина Onychiuridae, як і Hypogastruridae, очевидно, також представлена кримськими видами, а саме, *Micraphorura chatyrdagi* Kaprus' Weiner & Pomorski, описаним з печери Бездонна на Чатир-Дазі [9], та *Protaphorura ajudagi* Pomorski, Skarżyński & Kaprus', описаним з букової підстилki поблизу Гурзуфа [11] і знайденим нами у значній кількості у печерах Чатир-Дагу, Карабі та Долгоруківського масиву. Третім представником родини є *Deuteraphorura* sp., виявлений в печерах Скельська і Кизил-Коба. Троглофільні Arrhopalitidae відомі за єдиним видом *Arrhopalites pseudosecondarius* (печери Карабійського і Долгоруківського масивів) з його підвидом в печерах Ай-Петрінського масиву та морфологічною формою в печерах Чатир-Дагу [18]. До групи широкоареальних троглофілів Криму можна віднести *Heteromurus nitidus* (Templeton), *Tomocerus minutus* (Tullberg), *Folsomia candida* (Willem) та *Megalothorax incertus* (Börner).

Знахідки деяких троглобіонтних видів ногохвісток цікаві і у зоогеографічному аспекті [17]. Згідно Льовушкіну [5], на основі розповсюдження троглобіонтної фауни, Гірський Крим поділено на два біоспелеологічні райони — Західний та Східний. Західний район включає Ай-Петрінський масив, для якого характерні ендемічний вид жука — *Pseudaphaenops jakobsoni* (Pliginskij) та ендемічні мокриці — *Tauroligidium stygium* Borutzky і *Tauronethes lebedinskyi* Borutzky. Східний район включає Карабійський та Долгоруківський масиви, де, відповідно, представлені інший вид туруна — *Pseudaphaenops tauricus* (Winkler) та два види мокриць з роду *Typhloligidium*. Чатир-Даг також віднесено до Східного району, хоча щодо троглобіонтної фауни цей масив є дещо відособленим: тут відсутні згадані жуки та мокриці, але наявний рід троглобіонтних псевдоскорпіонів, *Pseudoblothrus*, що мешкає також в інших масивах Східного району.

¹ За хетотаксією цей неописаний вид займає проміжне положення між родами *Typhlogastrura* та *Bonetogastrura*.

Екстраполюючи дані щодо розповсюдження нових видів троглобіонтних ногохвісток роду *Arrhopalites* на згадане районування, отримуємо неоднозначну картину. З одного боку, ареали *A. karabiensis* та *A. kaprusi* чітко окреслені в межах масивів Східного району, а ареал *A. peculiaris* — Ай-Петрінським масивом Західного району. З іншого боку, поширення найбільш трогломорфного *A. tauricus* не відповідає даному районуванню і охоплює всі масиви обох районів. Зважаючи на троглобіонтність виду і його приуроченість до печерного (підземного) середовища, очевидно, можливості його сучасного активного розселення слід вважати обмеженими окремими карстовими системами (районами). Виходячи з цього, можна припустити, що колонізація сучасних біоспелеологічних районів видом *A. tauricus* має давній характер і відбувалася до утворення ерозійної сітки, що розділила Кримські гори на окремі масиви, що відповідає епохам пізнього міоцену та пізнього пліоцену [2]. Імовірно, те саме стосується і *Oncopodura hamata* Carl & Lebedinsky, що за нашими даними має ареал подібний до *A. tauricus*.

Що стосується троглофільних видів з родин Onychiuridae та Hypogasturidae, які розповсюджені в обох біоспелеологічних районах, то щодо них цілком сприйнятне припущення про можливість сучасного розселення, що у майбутньому може бути підтверджено знахідками цих видів у перехідних зонах між районами.

Поділля і Буковина. Фауна печер карстових регіонів Поділля і Буковини не є специфічною і представлена переважно троглоксенами і троглофілами з широкими ареалами. Перші відомості про печерних ногохвісток Поділля опубліковані О. Боярською [6], яка наводить 4 види для печер біля сс. Більче та Кривче: *Oncopodura crassicornis* Shoebottom, *Arrhopalites pygmaeus* (Wankel), *Heteromurus nitidus* (Templeton) та *Protaphorura armata* (Tullberg). Пізніше С. Льовушкін [4] наводить знахідку *Ceratophysella bentgssoni* (Agren) з Тлумачської печери. Єдиний вид, що вважають троглобіонтом, — *Arrhopalites bifidus* Stach, знайдений у печері Більче (Вертеба) [13] та в печері Млинки (збори автора). Цей вид, а також троглофільні *Heteromurus nitidus*, *Folsomia candida* (печера Славка) та *Arrhopalites pygmaeus*, проникають у віддалені зони печер і не є залежними від привнесеного людиною субстрату з поверхні.

Ногохвісток печери Перлина (Природний заповідник Медобори) та печери Оптимістична на Поділлі вивчав І. Капрусь [3; особисті повідомлення І. Капруса]. Для печери Перлина наведено 15 видів: *Ceratophysella stercoraria* (Stach), *Willemia scandinavica* Stach, *Pseudachorutes parvulus* Börner, *Thaumanura carolii* (Stach), *Deutonura albella* (Stach), *Orthonychiurus rectopapillatus* (Stach), *Deuteraphorura insubrarica* (Gisin), *Protaphorura armata* (Tullberg), *Mesaphorura macrochaeta* Rusek, *Folsomia penicula* Bagnall, *F. fimetaria* L., *Entomobrya marginata* (Tullberg), *Heteromurus nitidus* (Templeton), *Megalothorax minimus* Willem, *Sphaeridia pumilis* (Krausbauer).

За даними І. Капруса, в Оптимістичній знайдено 15 видів: *Ceratophysella denticulata* (Bagnall), *C. silvatica* Rusek, *Hypogastrura purpurescens* (Lubbock), *Deutonura stachi* Gisin, *Protaphorura subarmata* Gisin, *P. subuliginata* (Gisin), *Deuteraphorura fimetaria* (Linnaeus), *Micraperura uralica* (Khanislamova), яка переописана за матеріалами з цієї печери [8, 9], *Folsomia manolachei* Bagnall, *F. penicula* Bagnall, *Isotomella minor* (Schäffer), *Parisotoma notabilis* (Schäffer), *Desoria tigrina* (Nicolet), *Heteromurus nitidus* (Templeton), *Entomobrya marginata* (Tullberg). Всі ці види знайдено на привнесений з поверхні органіці. Троглобіонтів серед них немає.

У вертикальних гіпсових печерах бортового відпору Придністров'я (печери Стрімка, Уютна, Вертикальна біля с. Одаїв Івано-Франківської обл.), у віддалених від входів частинах, знайдені наступні троглофільні види: *Megalothorax incertus* Börner, *Onychiuroides* cf. *postumicus* Bonet, *Protaphorura armata* (Tullberg), *Oncopodura* gr. *crassicornis*, *Pseudosinella* sp.

Для печер Буковини, як і Поділля, характерний єдиний троглобіонтний вид ногохвісток *Arrhopalites bifidus* Stach, поки що виявлений тільки в печері Дуча (околиця с. Баламутівка). В інших печерах (Буковинка, Баламутівська, Панська Скала) троглобіонтних ногохвісток не виявлено, а троглофіли представлені *Arrhopalites pygmaeus* (Wankel), *Heteromurus nitidus* (Templeton), *Protaphorura* cf. *janosik* Weiner, *Onychiuroides* cf. *pseudogramulosus* (Gisin).

Карпати і Закарпаття. Склад фауни печерних ногохвісток Українських Карпат та Закарпаття поки що вивчений неповно. В останні роки з регіону описано 3 нових види з печер [7, 15, 16, 19]. Троглобіонтів представляє *Arrhopalites carpathicus* Vargovich. Цей вид населяє дві найбільші печери Українських Карпат (Романія (=Дружба) та печерна система Черлений Камінь). У дрібніших печерах регіону вид не мешкає, що, можливо, пояснюється конкурентним тиском епігейних видів та мікрокліматичними умовами таких порожнин. *Arrhopalites bifidus* Stach відомий з літератури як троглобіонтний вид. За останніми знахідками ареал цього виду в межах України простягається від Поділля і Буковини до Українських Карпат та заходу Закарпаття. В межах Українських Карпат (Закарпаття) вид знайдений у штольні Довгаруня, штольні в ур. Кузій, печері Rolling Stones (біля с. Лубня Великоберезнянського р-ну), штольні біля м. Мукачево та штольних біля с. Глибоке.

Знахідка епігейної популяції *A. bifidus* в ур. Кузій свідчить про не строгу облігатність виду щодо печерного середовища і можливість віднесення його до категорії троглофілів, принаймні у межах регіону. Екологічний статус нового виду *A. kristiani* [19], відомого поки що з єдиного локалітету (штольня Довгаруня), неясний, оскільки вид має як трогломорфні, так і епігейні морфологічні ознаки. *Willemia virae* Капрус' описаний з локалітету на дні вхідного колодязя печери Романія (Дружба) [7]. *W.* cf. *virae* вказується також для печери Čertova diera зі Словаччини [10]. В обох випадках вид знайдено недалеко

ко від входу, в підстилі та гумусі, що потрапили з поверхні, тому можна припустити, що він не є троглобіонтним, хоча, і досі не відмічений для поверхневих біотопів.

Загалом, у печерах регіону знайдені такі види:

- родина Hurogastruridae: *Willemia denisi* Mills, *Willemia virae* Kaprus' (обидва у печері Романія (=Дружба) Угольського масиву);
- родина Neanuridae: *Deutonura czarnohorensis* Deharveng (печ. Романія);
- родина Onychiuridae: *Deuteraphorura fimetaria* (Linnaeus) (штольня Довгаруна Мармароського масиву і штольня Галарська Діра в Ужгороді), *D. cf. silesiaca* (Dunger) (печ. ур. Черлений Камінь), *Hymenaphorura dentifera* Pomorski (печ. Романія), *H. creatricis* Pomorski (печ. Романія), *Kalaphorura tuberculata* (Moniez) (печери Угольського масиву: Романія, Перлинка, Молочний Камінь), *Onychiuroides granulosus* (Stach) (печ. ур. Черлений Камінь), *O. cf. pseudogranulosus* (Gisin) (печ. хр. Ключ, печ. Романія, печ. ур. Черлений Камінь, шт. Довгаруна), *Orthonychiurus rectopapillatus* (Stach) (печ. Угольського масиву та ур. Черлений Камінь), *Protaphorura armata* (Tullberg, 1869) (печ. Нова в ур. Черлений Камінь), *P. cf. janosik* Weiner (Сколевські Бескиди: печ. Летючих Мишей на хр. Ключ; печера на полонині Руна), *P. cf. quadriocellata* (Gisin) (печ. Нова в ур. Черлений Камінь), *P. subarmata* (Gisin) (печ. Молочний Камінь Угольського масиву), *Tetrodontophora bielensis* Waga (печ. Угольського масиву);
- родина Isotomidae: *Desoria propinqua* (Axelson) (печ. Романія), *D. sp.* (печ. Каньон в ур. Черлений Камінь), *Folsomia lawrensei* Rusek та *F. multisetata* Stach (печ. Романія);
- родина Tomoceridae: *Photomurus cf. carpathicus* Rusek et Weiner (печери Сколевських Бескид, Угольського масиву та ур. Черлений Камінь), *Pogonognathellus flavescens* (Tullberg) (печери Сколевських Бескид, Угольського масиву, ур. Черлений Камінь, хр. Сінаторій), *Tomocerus minor* (Lubbock) (печ. Молочний Камінь Угольського масиву), *T. minutus* (Tullberg) (печ. Угольського масиву та ур. Черлений Камінь);
- родина Entomobryidae: *Heteromurus nitidus* (Templeton) (печ. Угольського масиву: Гребінь, Перлинка), *Pseudosinella zygophora* (Schille) (печ. Летючих Мишей на хр. Ключ), *P. sp.* (каолінова штольня біля Берегово);
- родина Oncopoduridae: *Oncopodura crassicornis* Shoebottom (ур. Черлений Камінь: печ. Каньон);
- родина Arrhopalidae: *Arrhopalites bifidus* Stach (див. вище), *A. carpathicus* Vargovich (див. вище), *A. cf. pygmaeus* (Wankel) (печ. Угольського масиву: Гребінь, Упорна, Білих Стін), *A. gr. pygmaeus* n. sp. (штольня біля с. Глибоке), *A. gr. ornatus* Stach (шт. в ур. Кузій), *A. sp.* (= *kristiani* n. sp., див. вище);
- родина Dicyrtomidae: *Ptenothrix atra* (Linnaeus) (печ. Угольського масиву: Гребінь, Білих Стін);
- родина Katiannidae: *Sminthurinus cf. niger* (Lubbock) (шт. в ур. Кузій);
- родина Neelidae: *Megalothorax incertus* Vötner (печ. Перлинка Угольського масиву), *Megalothorax minimus* Willem (печери хр. Ключ, Угольський масив, ур. Черлений Камінь), *Neelus murinus* Folsom (печери в ур. Черлений Камінь, печ. біля с. Лубня, штольня в уроч. Кузій, шт. Довгаруна).

Характер перебування у печерах

Троглобіонти та глибинні троглофіли населяють афотичну зону печер. Тут вони приурочені до поверхні водойм, вологих стін і натьоків, скупчень органіки (трупів тварин, гуано кажанів, алохтонної деревини і т. ін.). Onychiuridae та Hurogastruridae часто агрегуються на поверхні стоячих водойм у кількості десятків, і навіть сотень тісно розміщених одна від одної особин в одному скупченні. Добрі скакуни (Entomobryomorpha, Symphypleona) теж по-

в'язані з осередками води та органічного субстрату, але, на відміну від повітряних морфологічно адаптованих до вузьких просторів Poduromorpha, вони більш лабільні у відкритих печерних об'ємах.

Морфологічними ознаками адаптації ногохвісток до печерного середовища, в порівнянні з поверхневими спорідненими формами, є редукція кількості очей, втрата пігментації кутикули та очей, збільшення розмірів тіла, видовження кінцівок, вусиків, видовження та потоншення кігтиків ніг, розвиток сенсорних структур та ін. Морфологія окремих структур залежить і від відношення до субстрату: наприклад, стрибальна вилка представників *Typhlogastriura*, які живуть на поверхні печерних субстратів, добре розвинута і відносно довга, на відміну від відносно редукованої фурки у видів близького роду *Shafferia*, пристосованих до існування всередині субстрату [1]. Троглоксени та основна маса троглофілних видів заселяють привходові та перехідні частини печер, до яких органіка постійно надходить з поверхні.

Фактори уразливості

Троглобіонтні ногохвістки чутливі до зміни мікроклімату та інтродукції алохтонних видів, викликаних антропогенною діяльністю. Так, у деяких екскурсійних печерах троглобіонтні види заміщуються видами з широкою екологічною валентністю [10].

Джерела інформації: [1] — Бабенко и др., 1994; [2] — Дублянський, Ломаев, 1980; [3] — Капрусь, 2000; [4] — Левушкин, 1962; [5] — Левушкин, 1965; [6] — Bojarska, 1933; [7] — Kaprus', 1997; [8] — Kaprus', 2002; [9] — Kaprus', Weiner, 1994; [10] — Kováč, 2000; [11] — Pomorski et al., 1998; [12] — Skarżyński et al., 2001; [13] — Stach, 1945; [14] — Vargovich, 1997; [15] — Vargovich, 1999; [16] — Vargovich, 2000; [17] — Vargovich, 2003; [18] — Vargovich, in press (a); [19] — Vargovich, in press (b).

Роберт Варгович



2.5. Жуки (Coleoptera)

Beetles (Coleoptera). — **Robert Vargovich.** — Species known from literature and over 60 species from Ukrainian caves from author's collection are reviewed. Troglonbionts are: Crimean *Pseudaphaenops tauricus*, *P. jakobsoni*, *Taurocimmerites dublanskii* and Carpathian *Duvalius transcarpathicus*, *D. sp.*, *Pseudanophthalmus pilosellus* and *Bathyscia hungarica*. Troglonbionts are mostly represented by species of families Leiodidae, Staphylinidae, Carabidae, Bothriidae and (possibly) Cryptophagidae.

Обсяг групи

Жуки є однією з найрепрезентативніших груп сухопутної спелеофауни Європи. Так, для добре вивчених печер сусідньої з Україною Румунії в літературі наводиться 149 троглобіонтних¹ видів, що складає 60% таксонів всієї сухопутної спелеофауни цієї країни [12, 14].

В печерах України загалом знайдено біля 80 видів жуків. Троглобіонтна колеоптерофауна бідна за кількістю видів (7 видів з родів *Pseudaphaenops*, *Taurocimmerites*, *Duvalius*, *Pseudanophthalmus* та *Bathyscia*), але має специфічні риси. Троглофіли представлені понад 20 видами з родин Leiodidae, Staphylinidae, Carabidae, Bothriidae та, можливо, Cryptophagidae.

Огляд літературних даних

З початку 20 ст. для Криму відомі 2 глибоко троглобіонтні види ендемічного роду *Pseudaphaenops*. *P. tauricus* (Winkl.) описаний з Кизил-Коби [7, 19] і знайдений пізніше в печері Егіз-Тінах-2 на Карабі-яйлі [5]. *P. jakobsoni* (Plig.) описаний з печери Аю-Тешик на Ай-Петрі [7] та дописаний з 3-х інших шахт масиву [5, 16]. Крім того, для кримських печер В. Плигінський [8] наводить ще сім видів троглофілів і гуанофілів: *Laemostenus tauricus* (Dej.) (як "*L. koeppeni* Motsch.")², *Cymindis vagemaculata* Breit., *Omalium allardi* Fairm. et Bris., *Choleva agilis* (Ill.), *Quedius rufitarsis* (Marsh.) (як "*Q. fulgidus* F."), *Aleochara funebris* Woll. (як "*A. diversa* Bh.") та *Trechus* sp.

Новітні біоспелеологічні дослідження О. Ковалю в описаній ним Віллябурунській печері (північні відроги Ай-Петрі) [3] суттєво доповнили список жуків печер Криму: за його зборами І. Белоусов описав новий вид і рід туру-

на [11], *Taurocimmerites dublanskii* Belousov, що виявився третім троглобіонтним представником кримської колеоптерофауни. Крім того, для Віллябурунської печери О. Коваль [3] наводить ряд інших видів жуків: Leiodidae: *Choleva agilis* (Ill.), *Catops nigricantoides* Rtt., *C. fuliginosus* Er.; Curculionidae: *Otiorynchus pseudomias* Hochh.; Carabidae: *Carabus granulatus crimeensis* Breun., *Pseudaphaenops jakobsoni* (Plig.), *Trechus liopleurus jailensis* (Wink.), *Pterostichus melanarius* (Ill.), *P. niger* (Schall.), *Calathus melanocephalus* L., *Platynus assimilis* (Pk.); Staphylinidae: *Anthobium* (= *Lathrimaeum*) *atrocephalum* (Gyll.), *Quedius curtipennis* Bh., *Q. limbatus* Heer, *Aloconota mediterranea* G.Benick, *Ocalea* sp.

З печер Поділля С. Льовушкін [4] описав троглофільного туруна *Trechus podolicus* Levusch., (зараз вважають синонімом *T. austriacus* Dej. [18]) (печ. Більче-Золоте (Вертеба)), а також навів *Quedius mesomelinus* (Marsh.) та *Scorpaenus minimus* Er. з родини Staphylinidae і *Ptenidium punctatum* Gyll. з родини Ptiliidae. З Українських Карпат описані троглобіонтні туруни *Duvalius transcarpathicus* Shil. et Riz., зі штольні в Угольському масиві (знайдений разом з *D. subterraneus* (L. Mill.)) [10] та *D. werchratskii* Rizun et Janicki (з печери Романія (=Дружба) [9]).

Огляд нових даних¹

Зібраний нами в 51 печері України матеріал включає понад 60 видів².

Крим. Троглобіонтний *Pseudaphaenops tauricus* (Winkl.) населяє Карабіський і Долгоруківський масиви; знайдений нами в печерах Солдатська, Нахимівська, Віола, Профсоюзна, 200 Років Сімферополя, Кастере, Аверкієва; *P. jakobsoni* (Plig.) мешкає на Ай-Петрі: знайдений в печерах Каскадна і Геофізична. Знахідки інших кримських жуків — троглофілів, гуанофілів і троглоксенів розподілились так:

а) в печерах Карабі: Leiodidae: *Choleva agilis* (Ill.) (печ. Профсоюзна), *Catops nigricantoides* Rtt. (п. Кастере); Carabidae: *Calathus melanocephalus* (L.) (печери Молодіжна, Віола, Кастере), *Pterostichus melanarius* (Ill.) (п. Кастере); Staphylinidae: *Othius punctulatus* (Gz.) та по одному виду з родів *Anthobium*, *Philonthus*, *Geodromicus* (печ. Кастере), *Tachinus* (п. Кастере і Віола); Scarabaeidae: *Onthophagus vacca* (L.) (п. Кастере); Curculionidae: *Otiorynchus* sp. (п. Кастере); з водних жуків єдина знахідка *Agabus conspersus* Mrsh. з родини Dytiscidae (п. Віола).

¹ Частина цих даних опубліковано: [2].

² Матеріал визначали: J. Růžička (Leiodidae), B. Pizun, P. Moravec, J. Farkač, J. Vávra (Carabidae), J. Janák (Staphylinidae), R. Rous (Pselaphinae), P. Průdek (Cryptophagidae), S. Vít (Bothriidae), D. Trávníček (Hydrophilidae), D. Král (Scarabidae), J. Strejček (Curculionidae), O. Мателешко (водні жуки), P. Zahradník (Anobiidae), яким автор висловлює щирю подяку.

¹ Розподіл печерних тварин на троглобіонти, троглофіли і троглоксени згідно Е. Раковіца [17].

² Біологію цього виду жуків вивчали К. Макаров та А. Коваль [6]

б) в печерах Чатирдагу: Silphidae: *Phosphuga atrata* (L.) (п. Хід Конем); Staphylinidae: *Deleaster* sp. (п. Трьохглазка).

с) в печерах Ай-Петрі: Leiodidae: *Choleva agilis* (Ill.) (п. Каскадна, на глибині –90 м); Carabidae: *Panagaeus bipustulatus* (F.), Silphidae: личинка *Phosphuga atrata* (L.), Staphylinidae: *Anthobium* sp. та Lampyridae gen. sp. (п. Зюк та сусідня безіменна печерка).

Поділля, Придністров'я і Буковина. На Поділлі та Буковині троглобіонтних жуків не виявлено. Нішу троглофілів тут займають представники Leiodidae, Staphylinidae та Trechini (Carabidae). В гіпсових лабіринтах Поділля мешкають такі троглофільні види: *Catops fuscus* (Pz.) (п. Млинки), *Quedius mesomelinus* (Marsh.) (п. Славка, Млинки, Озірна), *Trechoblemus micros* (Hbst.) (п. Славка).

В гіпсових субвертикальних печерах Придністров'я (Івано-Франківщина, біля с. Одаїв) знайдені: троглофіли *Choleva cisteloides* (Fröl.) (печери Думка, Затишна), *Quedius mesomelinus* (Marsh.) (печери Уютна, Стрімка) та троглоксени *Acalles camelus* (F.) (п. Думка), *Leistus ferrugineus* L. та *Hydraena* sp. (п. Затишна).

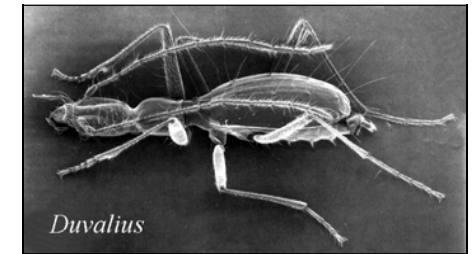
В печерах Буковини знайдено 12 видів. Серед троглофілів найбільш чисельні *Catops fuscus* (Pz.) (Leiodidae) та *Quedius rufitarsis* (Marsh.) (Staphylinidae), які населяють печеру Буковинка. Інші види: Carabidae — *Agonum moestum* (Duft.) (п. Дуча), *Drypta dentata* (Rossi) (п. Кремнієва); Staphylinidae: *Ocyrops* sp. (п. Буковинка), *Omalium* sp. (печери Піонерка, Кремнієва), *Atheta* sp. (п. Кремнієва); Anobiidae: *Ernobius mollis* (L.) (п. Буковинка); Cryptophagidae — *Cryptophagus schmidti* Sturm (п. Панська скала); Histeridae: *Hister* sp. (п. Дуча); Dytiscidae — *Hydroporus discretus* Fairm. (п. Баламутівка); Hydrophilidae: *Cercyon ustulatus* (Preyss.) (п. Незабудка).

Карпати і Закарпаття. У цьому регіоні троглобіонтна фауна представлена комплексом східно-карпатських ендемічних видів, серед жуків це представники родів *Duvalius*, *Pseudanopthalmus* та *Bathyscia*.

За нашими даними, ареал *D. transcarpathicus* Shil. et Riz. охоплює карстові і псевдокарстові порожнини межиріччя Терєблі та Терєсви [2], а саме, печери Угольського масиву (Романія (=Дружба), Перлинна, Молочний Камінь, Гребінь) і урочища Черлений Камінь (Сифон, Каньон, Нова, Верхня). Популяція виду в (псевдо)карсті Черленого Каменю є чисельною: тут він домінує серед усіх печерних безхребетних. Другим троглобіонтним представником є новий сліпий вид з роду *Duvalius*, знайдений далеко від входу у Верхній штольні в урочищі Кузій. До троглобіонтів також слід віднести два кавернікольні види — *Pseudanopthalmus pilosellus* (L. Mill.) з печери Угольського масиву та *Bathyscia hungarica* з печер ур. Черлений Камінь та Угольського масиву.

У печерах і штольнях регіону знайдено такі види:

а) гравітаційні печери хребта Ключ: Carabidae: *Duvalius subterraneus* L. Mill. (троглофіл); Leiodidae: *Catops subfuscus* Kell. (троглофіл); Staphylinidae: *Quedius* sp.;



б) печери-штольні Мармароського масиву (Рахівські гори): Carabidae: *Duvalius* sp. (Довгаруня), Staphylinidae: *Ocyrops* sp. (Черемшина);

с) штольня в урочищі Кузій: Carabidae: *Trechus* sp., *Duvalius* sp. (новий вид, троглобіонт);

д) печери Угольського масиву: Carabidae: *Duvalius transcarpathicus* Shil. et Riz. (див. вище), *Pseudanopthalmus pilosellus* (L. Mill.) (п. Білих Стін: троглобіонт), *Carabus intricatus* L. (п. Романія: троглоксен), *Abax parallelepipedus* (Pill. et Mitt.) (п. Упорна (=Експедиційний Колодязь): троглоксен), *Platynus assimilis* (Pk.) (п. Молочний Камінь: троглоксен); Leiodidae: *Catops subfuscus* Kell. (печери Романія, Білих Стін, Упорна, Перлинна: троглофіл, чисельний вид), *Bathyscia hungarica* (п. Білих Стін: троглобіонт), *Leptinus testaceus* J. Müll. (п. біля скелі Чурь, п. Білих Стін: троглофіл); Staphylinidae: *Quedius mesomelinus* (Marsh.) (печери Білих Стін, Упорна, Перлинна, Молочний Камінь, Гребінь: троглофіл); *Bryaxis reitteri* (Saulcy) (п. Молочний Камінь, Романія: троглофіл); Curculionidae: *Otiorhynchus* sp. (п. Білих Стін);

е) печери урочища Черлений камінь: Carabidae: *Duvalius transcarpathicus* Shil. et Riz. (троглобіонт, див. вище), *D. subterraneus* L. Mill. (п. Сифон: троглофіл); Leiodidae: *Catops subfuscus* Kell. (п. Нова: троглофіл), *Bathyscia hungarica* (п. Верхня: троглобіонт); Staphylinidae: *Quedius mesomelinus* (Marsh.) (троглофіл), *Ocalea* sp.; Cryptophagidae: троглофіли *Cryptophagus tuberculatus* Mäklin та *C. distinguendus* Sturm (п. Верхня); Bothrideridae: *Anommatus stilleri* Kaszab (п. Верхня, Каньон: троглофіл) — до цього відомий тільки з території Угорщини;

ф) штольні біля м. Мукачево: Leiodidae: *Choleva glauca* Britt. (троглофіл); Carabidae: *Leistus piceus* Fröl. (троглоксен);

г) штольні біля с. Глибоке: Leiodidae: *Choleva sturmi* C. Bris. de Barn. (троглофіл); Staphylinidae: *Quedius* sp.

Характер перебування в печерах

Троглобіонтні жуки представлені в Україні родинами Carabidae (Trechini) і Leiodidae (Bathysciinae). Поряд з печерними Aranei, Opiliones та Pseudoscorpiones, Trechini є здебільшого хижаками. Наслідком підземного способу життя у них є втрата пігменту (напівпрозора-червонуватий колір) і редукція

органів зору (сліпота). Імовірно, як хижі троглобіонти *Duvalius*, *Pseudanophthalmus*, *Pseudaphaenops*, так і сапрофаги *Bathyscia* населяють не тільки печери, а й системи підземних мікроходів, що знаходяться нижче рівня ґрунту — т. зв. суперфіціальне середовище, або M.S.S. (= Milieu Souterrain Superficiel [15]), що досі в Україні не вивчали. Часто троглобіонтні жуки приурочені до певного мікросередовища в печері (натшок, група каміння).

Leioididae наших печер є переважно троглофільними. Вони (зокрема, *Choleva*) розмножуються у печерах, про що свідчать знахідки їх личинок, а також наявність у печерах (штольні біля с. Глибоке та м. Мукачево) “колисок” — півсферичних утворень, збудованих із глинистого матеріалу, в яких ці жуки проходять метаморфоз. Серед печерних Staphylinidae переважають гуанобіонти та гуанофіли, тобто представники т. зв. гуано-синузії кажанів [13] і ґрунтово-підстилкові асоціації. Крім того, до троглофілів належать знайдені в наших печерах представники родин Bothriideridae, Cryptophagidae та деякі Carabidae. Троглоксенові жуки часто падають через вертикальні входи печер чи заповзають до підземель, приваблені органікою.

Фактори уразливості. Як всі сухопутні троглобіонти, жуки чутливі до змін мікроклімату, викликаних антропогенним фактором. Роблячи нові входи і розширюючи вузькі лази (особливо у екскурсійних печерах), людина змінює інтенсивність повітряних потоків, що призводить до зменшення відносної вологості і, як наслідок, зменшення і навіть зникнення окремих мікропопуляцій. Часте відвідування печер, пряме їх витоптування, відламування натшоків, спелеовандалізм призводять до зникнення унікальної фауни.

Джерела інформації: [1] — Бирштейн, 1963; [2] — Варгович, 1997; [3] — Коваль, 2001; [4] — Левушкин, 1962; [5] — Левушкин, 1965; [6] — Макаров, Коваль, 1995; [7] — Плигинский, 1912; [8] — Плигинский, 1927; [9] — Ризун, Яницький, 1994; [10] — Шиленков, Ризун, 1989; [11] — Belousov, 1998. [12] — Decou, 1964; [13] — Decu, 1986; [14] — Decu, Racovitza, 1994; [15] — Juberthie, 1995; [16] — Monguzzi, 1992; [17] — Racovitza, 1907; [18] — Turin, 1981; [19] — Winkler, 1912.

Роберт Варгович



2.6. Павуки (Aranei)

Spiders (Aranei) in the Ukrainian caves. — Kostjantyn Evtushenko. — Review of cave-dwelling spiders of Ukraine. Data on the species distribution in the caverns and galleries are present.

Вступ

Павуки — одна з груп безхребетних, представники якої пристосувалися до існування в умовах підземель різноманітного походження. На території України вони мешкають у карстових печерах Криму, Поділля, Буковини, Карпат, гірничопромислових штольнях Карпат і Закарпатської області, дренажних штольнях Києва. Характерною рисою життєдіяльності павуків підземель є те, що завдяки стабільній позитивній температурі оточуючого середовища, незалежно від сезону та зовнішніх кліматичних умов, павуки тут ніколи не перебувають у стані анабіозу і здатні полювати постійно. Ця особливість зближує їх із синантропними павуками.

Цей огляд базується на матеріалі, зібраному Р. Варговичем у печерах Тисова, Зюка, Кастере, Романія (=Дружба), Молочний Камінь, Черемшина, Перлинка, Вив, Ведмеже Ікло, Баламутівка, Дуча, Затишна, Буковинка, Піонерка, Панська Скала, Глинка, Славка, Вертикальна, Млинки; штольнях Довгаруна, Коалінова, штольні біля с. Глибоке, а також на матеріалі автора, зібраному в печерах: Червона, печера біля м. Бахчисарай, Славка, Кришталева, Вітрова, Буковинка, Піонерка і “підземному місті” Ескі-Кермен. Матеріал з дренажних штолень м. Київ надала О. Годлевська¹.

Трофічна ніша павуків як основа їх розподілу

Представленість і характер розміщення павуків у підземеллях в певній мірі залежить від наявності води, яка може бути присутня у вигляді підземних річок та озер, вертикальних стоків по стінах біля входу та по розщелинах у глибині підземель, калюж, що утворюються у місцях таких стоків та конденсату на стелі та стінах, характерного майже для всіх підземних порожнин. Але найважливішим фактором, що визначає особливості існування і локалізації павуків в підземеллях, є їх залежність від надходження органічних речовин з зовнішнього середовища.

¹ Автор висловлює щиро подяку Роберту Варговичу за матеріал, зібраний ним протягом багатьох років у печерах Криму і Закарпаття, та Олені Годлевській за матеріал із штолень м. Київ.

Основний об'єкт живлення павуків — це комахи (переважно двокрили) і ногохвістки. Серед комах і ногохвісток, що зустрічаються в підземних порожнинах, можна виділити 5 груп:

- ті, які постійно мешкають у печерах і адаптовані до існування у темряві;
- комахи, котрі перебувають у підземеллях під час зимового періоду;
- трофічно залежні від кажанів і продуктів їхньої життєдіяльності;
- нічні й сутінкові комахи, які використовують підземелля як денні сховища;
- такі, що випадково потрапляють у природні й штучні підземелля.

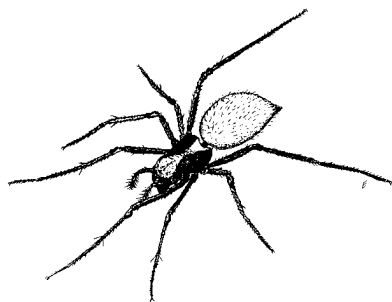


Рис. 1. Загальний вигляд павука-порроми (*Porrhomma convexum*) — типового мешканця печер України.

Представники перелічених груп можуть складати основу кормової бази певних павуків, в залежності від їх трофічної спеціалізації, що виробилася в умовах конкретної підземної порожнини. Слід зазначити, що всі павуки підземель будують павутинні тенета, за допомогою котрих полюють і в яких перебувають більшу частину свого життя. Так звані “вільні мисливці” тут не представлені. В умовах збідненої кормової бази, нерівномірного її поповнення з урахуванням звичайної для підземель малорухомоті потенційних жертв, пасивне очікування на тенетах є найбільш економічним в енергетичному відношенні типом полювання.

Саме до “тенетників” належать представники родин Pholcidae, Nesticiidae, Linyphiidae, Agelenidae та Tetragnathidae, які мешкають у карстових печерах (табл. 1) і штучних підземеллях на території України. Відповідно до місць скупчення комах і ногохвісток та шляхам їх потрапляння в підземні порожнини, павуки в підземеллях розподілені дуже нерівномірно.

Найбільш заселеною, як правило, виявляється частина, розташована безпосередньо за входом у підземелля. В природних печерах та глибоких штольнях тут мешкають представники родів *Tegenaria*, *Histopona*, *Lepthyphantes*, *Meta*, *Metellina*, *Cybaeus*, *Pholcus* (якщо ця частина гротоподібна або відносно простора і довга) та *Metellina*, *Lepthyphantes* і *Porrhomma* (якщо післявходова частина відносно вузька). На більших відстанях мешкають *Nesticus*, *Carpathonesticus* та *Porrhomma*.

На великих (сотні метрів) відстанях від входу зареєстровані лише поодинокі особини роду *Porrhomma*, причому їх знахідки пов'язані виключно з місцями, де є вертикальні стоки води через тріщини та розщілини. У неглибоких печерах, гірничопромислових, дренажних штольнях в післявходовій

частині можуть мешкати представники *Meta*, *Tegenaria*, на більших відстанях від входу — *Metellina*, *Nesticus*, *Carpathonesticus* та *Porrhomma*.

Розповсюдження

З числа павуків, зареєстрованих у підземеллях на території України можна виділити групу таких, які виявлені виключно у великих природних печерах і глибоких штольнях і за їх межами не відмічені. Це *M. bourneti*, окремі види з роду *Porrhomma* (стаття, присвячена печерним *Porrhomma*, готується автором до друку) та *C. galotshkai*. З їх числа лише у представників роду *Porrhomma* трапляються риси, що характерні для павуків, які звичайно мешкають в умовах відсутності світла: недорозвиненість органів зору, відсутність пігментації, добре розвинутий комплекс видовжених щетинок на педипальпах та головній частині карапаксу.

До другої групи — троглофілів — можна віднести *P. phalangoides*, *N. cellululanus*, *M. merianae* та *T. lapicidinarum*. Ці види відрізняються від інших своєю пристосованістю до існування як в природних, так і в штучних умовах. Вони відносно широко розповсюджені на території України за межами карстових районів. Окремо можна виділити троглофільні види, які, крім підземель, можуть мешкати у гротах, розщілинах, під камінням та у підстилці на розташованих недалеко від входів в печери лісових чи кам'янистих ділянках: *H. torpida*, *T. silvestris*, *Cybaeus* sp., *M. menardi*, *L. alacris*, *L. insignis*, *L. khobarum*, *L. leprosus*, *L. nebulosus*, *L. pallidus*, *P. convexum*, *P. pygmaeum*.

Решту видів (за винятком *Pholcus* sp., *Lepthyphantes* sp. та *P. ?microphthalmum*) з нез'ясованим видовим та екологічним статусом, можна віднести до троглоксенів: *L. alacris*, *L. insignis*, *M. herbigradus* та *Amaurobius fenestralis* (Strom, 1768).

Розповсюдження павуків у природних печерах

Згідно із карстологічним районуванням України [1], обстежені печери належать до 4 карстових областей: Горно-Кримської, Передгірно-Кримської, Карпатської та Подільсько-Буковинської.

Гірсько-Кримська карстова область. Завдяки дослідженням Я. Лебединського [2, 3], М. Новікова [4] та С. Спаського [5] у печерах на території області знайдено 5 видів павуків. Пізніше Д. Харитонов [6], на основі обробки і узагальнення зібраного цими дослідниками матеріалу, встановив, що це: *M. bourneti* (Верхня Кизил-Коба), *M. merianae* (Нижня Кизил-Коба, Даульча-Коба), *L. khobarum* (Аютішик-Коба, Тувакська, ?Скельська), *T. taurica* (Бінбаш-Коба, Аютішик-Коба, Даульча-Коба, Грот у Масандрі, Нижні Лімени (мала печера)), *P. phalangoides* (Нижні Лімени (мала печера)). Наші дослідження дозволили підтвердити мешкання *M. bourneti* в Червоній печері (нижній і верхній ходи) і отримати нові дані про павуків з печер Криму: *Pholcus*

sp., *L. leprosus*, *Tegenaria* sp. знайдені у верхньому ході Червоної печери, *L. khobarum* — у Тисовій, *L. ? zimmermanni* — у печерах Зюка та Кастере.

Передгірно-Кримська карстова область. На території області у печері біля м. Бахчі-Сарай виявлені *T. lapicidinarum* та *L. leprosus*.

Карпатська карстова область. У печерах даної області зареєстровані: *C. galotshkai* (Черемшина) [7], *L. alacris* (Ведмеже Ікло), *M. herbigradus* (Перлина), *M. menardi* (Перлина, Вив), *M. merianae* (Перлинна), *H. torpida* (Перлина), *T. silvestris* (Перлина, Романія, Вив, Черемшина, Затишна, Молочний Камінь), *Cybaeus* sp. (Перлина, Романія, Вив, Молочний Камінь).

Подільсько-Буковинська карстова область. Літературні джерела інформації про павуків, які мешкають у печерах на території даної області до цього часу обмежувалися лише роботою С. Льовушкіна [8]. У роботі вказані: “*P. microphthalmum* (Cambr.)?” з печери біля села Королівка (вирогідно з п. Вітрова) та *Lepthyphantes* sp., “близький до *L. monticola* (Kulcz.) та *L. pallidus* (Cambr.)” з “Тлумачської” та Більче-Золотецької (=Вертеби) печер¹. В результаті наших досліджень тут виявлені: *N. cellulanus* (Дуча, Затишна, Буковинка, Глинка, Вертикальна), *L. alacris* (Славка), *L. leprosus* (Буковинка, Кришталева (Лисячий хід)), *L. nebulosus* (Кришталева (Лисячий хід), Буковинка), *P. convexum* (Дуча, Піонерка, Панська Скала, Глинка), *M. menardi* (Затишна), *M. merianae* (Піонерка, Баламутівка, Панська Скала, Глинка, Славка, Вітрова), *T. silvestris* (Вертикальна).

Розповсюдження павуків у штучних підземеллях

Характерними мешканцями штучних шахт та штолень Закарпаття є *N. cellulanus*, *M. menardi*, *M. merianae*, *T. silvestris*, можуть траплятися *P. convexum* та *M. herbigradus*. В Карпатах у штольні Довгаруня виявлені *C. galotshkai*, *M. menardi* та *A. fenestralis*. У дренажних штольнях м. Київ зареєстровано *N. cellulanus* та *M. merianae*. Склад павуків, що населяють великі каменярні Криму та Одеси, залишається остаточно нез’ясованим.

До штучних підземель можна віднести і давні “підземні міста” Криму. Так, наприклад, “підземне місто” Ескі-Кермен являє собою багатоповерхову систему штучних гrotів, зроблених по периметру плато, іноді достатньо глибоких та поєднаних між собою переходами. При цьому, важливим фактором є наявність у багатьох гrotах спеціальних штучних накопичувачів дощової води, де вона зберігається довгий час навіть в умовах спекотного літа. Крім того, на підлозі гrotів часто присутні дрібне каміння та шар сухого опалого листя. Сукупність перелічених умов дає можливість для мешкання тут *T. lapicidinarum*, *L. leprosus* та рідкісних в Україні *Spermophora senoculata* (Duges, 1836) з родини Pholcidae та *Filistata* sp. з родини Filistatidae.

¹ На жаль, до цього часу нам не вдалося обробити матеріал, на якому базуються ці дані.

Таблиця 1. Павуки, зареєстровані в карстових печерах України (кількість печер)

Таксон	Карстова область*				Статус
	Гірсько-Кримська	Передгірно-Кримська	Карпатська	Подільсько-Буковинська	
Pholcidae					
<i>Pholcus phalangoides</i> (Fuesslin, 1775)	1	–	–	–	троглофіл
<i>Pholcus</i> sp.	1	–	–	–	троглофіл
Nesticidae					
<i>Carpathonesticus galotshkai</i> Evtushenko, 1993	–	–	1	–	?троглобіонт
<i>Nesticus cellulanus</i> (Clerck, 1757)	–	–	–	5	троглофіл
Linyphiidae					
<i>Lepthyphantes alacris</i> (Blackwall, 1853)	–	–	1	1	троглоксен
<i>L. khobarum</i> Charitonov, 1947	3	–	–	–	троглофіл
<i>L. leprosus</i> (Ohlert, 1867)	1	1	–	1	троглофіл
<i>L. nebulosus</i> (Sundevall, 1830)	–	–	–	1	троглофіл
<i>L. ? zimmermanni</i> Bertkau, 1890	2	–	–	–	?троглоксен
<i>Lepthyphantes</i> sp.	–	–	–	2	троглофіл
<i>Micrargus herbigradus</i> (Blackwall, 1854)	–	–	1	–	троглоксен
<i>Porrhomma convexum</i> (Westring, 1851)	–	–	–	4	троглофіл
<i>P. ?microphthalmum</i> (Pickard-Cambridge, 1871)	–	–	–	1	троглофіл
Tetragnathidae					
<i>Meta bourneti</i> Simon, 1922	1	–	–	–	троглофіл
<i>M. menardi</i> (Latreille, 1804)	–	–	2	1	троглофіл
<i>Metellina merianae</i> (Scopoli, 1763)	2	–	1	6	троглофіл
Agelenidae					
<i>Histopona torpida</i> (C. L. Koch, 1834)	–	–	1	–	троглофіл
<i>Tegenaria lapicidinarum</i> Spassky, 1934	–	1	–	–	троглофіл
<i>T. taurica</i> Charitonov, 1947	5	–	–	–	троглофіл
<i>T. silvestris</i> L. Koch, 1872	–	–	6	1	троглофіл
<i>T.</i> sp.	1	–	–	–	троглофіл
Cybaeidae					
<i>Cybaeus</i> sp.	–	–	4	–	троглофіл

Охорона

Охоронні заходи повинні бути спрямовані в першу чергу на збереження рідкісних *Meta bourneti*, *Lepthyphantes khobarum*, *C. galotshkai* та окремих видів з роду *Porrhomma*. Зазначені види слід включити до “Червоної книги України”. Підземні порожнини, в яких вони мешкають, потребують особливої уваги з боку “Природно-заповідного фонду України”. Це — печери Червона, Аютишик-Коба, Туакська, Тиссова, Романія, Молочний Камінь, Черемшина, Озерна, Славка, Затишна та штольня Довгаруня.

Джерела інформації: [1] — Дублянський, Ломаев, 1980; [2] — Лебединський, 1904; [3] — Лебединський, 1914; [4] — Новиков, 1912; [5] — Спасский, 1936; [6] — Харитонов, 1947а; [7] — Evtushenko, 1993; [8] — Левушкин, 1962.

Костянтин Євтушенко



2.7. Кліщі (Acari): вільноживучі та ендопаразити

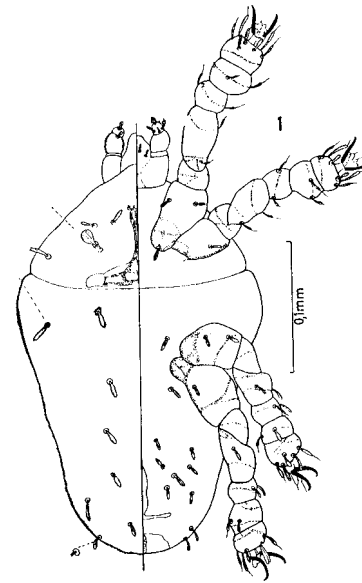
Mites (Acari): freelifers and endoparasites. — Svitlana Zabludovska. — Data on 9 species of freelifers and parasitic mites (Parasitiformes, Sarcoptiformes and Trombidiformes) from caves of the western part of Ukraine, Crimea region and Kyiv were adduced. The mites were discovered in the superficial stratum of soil, in organic remains of animal vital functions and in the nasal cavity of the Chiroptera. The locations of collection of the mites and their hosts were adduced as well.

Вступ. Перша частина огляду стосується кліщів, що є мешканцями поверхневого шару ґрунту, органічних залишків життєдіяльності тварин та назальної порожнини рукокрилих. Кліщів, що є ектопаразитами кажанів — типових мешканців печер — розглянуто в наступному повідомленні.

Гамазові кліщі. В пробах ґрунту з печери Вітрова (Тернопільська обл., грудень 2000 р.) та печери біля Бахчисараю (Крим, січень 2001 р.) знайдені гамазові кліщі когорти *Gamasina* (Parasitiformes), що відносяться до родин *Laelaptidae* Berlese, 1892 та *Rhodacaridae* Oudemans, 1902. Серед усіх паразитиформних кліщів гамазові кліщі — найбільш чисельна група за кількістю видів і найбільш різноманітна в екологічному відношенні.

У родині *Laelaptidae* значна кількість родів і видів з різноманітним способом життя. Серед них є як вільноживучі хижі кліщі, так і тимчасові або постійні паразити гризунів, комахоїдних та інших дрібних ссавців. В печері Вітрова виявлено самця *Hypoaspis (Geolaelaps)* sp. цієї родини. Кліщі підроду *Geolaelaps* — найменш спеціалізована група, вивчена незадовільно. Це мешканці ґрунту, підстилки, гнізд і нір ссавців і птахів [1]. В печерах біля Бахчисараю виявлені в значній кількості кліщі родини *Rhodacaridae* Oudemans, 1902. Це — хижі кліщі, що заселяють ґрунт, лісову підстилку, гниючі органічні речовини. Загалом відомо понад 200 видів цієї родини; система потребує розробки [2].

Кліщі-орібатиди. Поряд з гамазовими кліщами одними з найбільш чисельних є ґрунтоутворюючі кліщі-орібатиди (Oribatei, Sarcoptiformes), які у значній кількості відмічені у ґрунті печер, багатому на органічні залишки. Орібатиди, або панцирні кліщі — одна з найдавніших груп ґрунтових кліщів, що об'єднує до 134 родин і розповсюджена по всьому світу. В основному цих кліщів знаходять у верхніх шарах ґрунту, лісовій підстилці, гниючих рослинних залишках, моху, лишайниках, у гніздах птахів і норах гризунів.



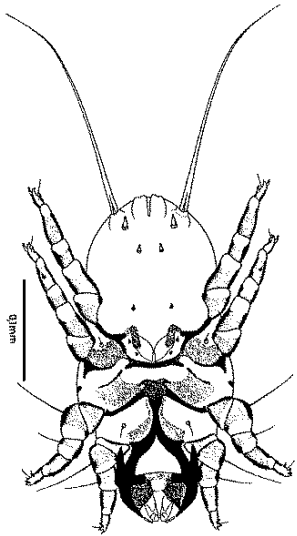
Вони складають більшу частину акарофауни печер. Кліщі-орібатиди мало вибагливі до умов середовища. Їхнє існування забезпечене широким діапазоном вологості та температури. Усі орібатиди представлені єдиною життєвою формою — вільноживучим ґрунтовим сапрофагом. Завдяки своїй величезній чисельності в ґрунті кліщі-орібатиди беруть участь у ґрунтоутворюючих процесах, розкладаючи органічну речовину під час травлення [3, 4].

Найбільш чисельними в пробах ґрунту з печер Вітрова та біля Бахчисараю були представники роду *Epilohmannia* Berlese, 1910 (*Epilohmannoidea*, *Epilohmanniidae*). Рід *Epilohmannia* — унікальний східносибірський рід [5].

Кліщі когорт *Tarsonemina* і *Prostigmata*. Виявлені поряд з гамазовими і орібатидами у тих самих печерах, у ґрунті з органічними залишками життєдіяльності тварин. Перша когорта — *Tarsonemina* Canestrini et Fanzago, 1877 — представлена кліщами-пігмефорідами [6].

У верхніх шарах ґрунту з печер знайдено кліщі родів *Pediculaster* Vitzthum, 1927 і *Bakerdania* Sasa, 1961, що з родини *Pygmephoridae* Cross, 1965. Їх особливістю є те, що частина видів є живородними (під час розвитку в тілі матері потомство розтягує її опістосомальну (задню) частину тіла у великий шар). У тілі матері можливий не тільки розвиток личинок, але і їх перетворення у німф і навіть статевозрілих самців і самиць. Розповсюджені вони у всіх кліматичних зонах Землі. За типом живлення є сапрофагами і заселяють ґрунт, компости, гнізда і нори дрібних ссавців і птахів, мурашники, ходи короїдів. Дві самиці у наших зборах визначені як *Pediculaster calaratus* (Mahunka, 1965), три самиці і два самці — як *Pediculaster* sp., одна самиця — як *Bakerdania* sp.

З печери Вітрова (Поділля) визначено один вид когорти *Prostigmata* Kramer, 1877. Тут зареєстровано дві самиці, двох самців і одну німфальну стадію (DN) кліщів родини *Ereynetidae* Oudemans, 1931. Представники цієї родини ведуть як вільноживучий, так і паразитичний спосіб життя. Представники знайденого в печері виду — *Ereynetes (Anareynetes) sittardiensis* Oudemans, 1912 (за S. Thor, 1933 [7]) зустрічалися лише у діючих норах гризунів і за своєю будовою наближаються до паразитуючих кліщів цієї родини.



Можна припустити, що сталі умови в печері і наявність органічної їжі (залишки життєдіяльності кажанів та інших тварин) відповідають умовам життя у норах, що дає можливість кліщам цього виду існувати в печерах.

Паразити дихальних шляхів кажанів (Gastronyssidae, Ereyenetidae). При обстеженні кажанів *Myotis daubentonii*, що зимували у дренажних системах правого берега Києва, виявлено паразитів дихальних шляхів кажанів — *Opsonyssus zumpti* Fain, 1959 [8] з родини Gastronyssidae Fain, 1957 (Sarcoptiformes) та *Neospeleognathopsis (Speleomyotis) bastini* [9] з родини Ereyenetidae Oudemans, 1931 (Trombidiformes) (рис. ліворуч).

Інші групи. Вивчення проб з печер дозволило виявити також наявність у різних печерах західної частини України та АР Крим тромбідіформних кліщів родин Erythraeidae Oudemans, 1902, Smaridiidae Kramer, 1878, Calyptostomidae Oudemans, 1923, Trombidiidae Leach, 1815, що відносяться до когорти Parasitengona [10] і саркоптіформних кліщів родини Glucyphagidae Berlese, 1923 (Acaroioidea).

Личинки згаданих родин тромбідіформних кліщів паразитують на членистоногих, статевозрілі стадії переважно є хижаками. Дані щодо кліщів, виявлених у печерах України, можна узагальнити так:

Mesostigmata

Когорта Gamasina

Родина Rhodacaridae Oudemans, 1912 (sp.).

Родина Laelaptidae Berlese, 1892. *Hypoaspis (Geolaelaps)* sp.

Sarcoptiformes

Група Oribatei

Надродина Epilohmannoidea Grandjean, 1969

Родина Epilohmanniidae Oudemans, 1923: *Epilohmannia* sp.

Родина Gastronyssidae Fain, 1957: *Opsonyssus zumpti* Fain, 1959 (паразит дихальних шляхів ссавців)

Trombidiformes

Когорта Tarsonemina

Родина Pugniphoridae Cross, 1965: *Pediculaster calaratus* (Mahunka, 1965); *Bakerdania* sp.; *Pediculaster* sp.

Когорта Prostigmata

Родина Ereyenetidae Oudemans, 1931: Підродина Ereyenetinae Fain, 1957: *Ereynetes (Anareynetes) sittardiensis* Oudemans, 1912. Підродина Speleognathinae Fain, 1957: *Neospeleognathopsis (Speleomyotis) bastini bastini* (Fain, 1958) (паразит дихальних шляхів ссавців)

Когорта Parasitengona

Родина Erythraeidae Oudemans, 1902

Родина Smaridiidae Kramer, 1878

Родина Calyptostomidae Oudemans, 1923

Родина Trombidiidae Leach, 1815.

Висновки. Обстеження акарофауни печер України демонструє наявність серед кліщів не тільки троглоксенів (Glucyphagidae, Trombiculidae, Oribatoidea), але і кліщів, для яких основну роль у життєдіяльності відіграють трофічні відносини з деякими групами членистоногих і хребетних (родини кліщів — Ereyenetidae, Erythraeidae, Calyptostomidae, Smaridiidae, Trombidiidae) і яких можна вважати троглобіонтами.

Джерела інформації: [1] — Брегетова, 1977; [2] — Брегетова, Щербак, 1977; [3] — Буланова-Захваткина, 1975; [4] — Гиляров, 1975; [5] — Буланова-Захваткина, 1975а; [6] — Севастьянов, 1978; [7] — Thor, 1933; [8] — Fain, 1959; [9] — Fain, 1958; [10] — Лившиц, Митрофанов, 1975.

Світлана Заблудовська



2.8. Кліщі (Acari) — паразити печерних ссавців

Ticks and mites (Acari) parasites of cave mammals. — Oxana Bobkova. — It is submitted the review of the ticks and mites parasitizing on cave mammals of Ukraine, including list of the registered species and their systematics. Character of residence of ticks and mites in caves, their quantity and distribution are characterized.

Вступ

Печера це система, яка характеризується певною стабільністю і, в той же час, певним зв'язком з навколишнім світом. Живі організми, що пов'язані з даним біотопом представлені різними групами членистоногих, де й кліщі займають не останнє місце. Кліщі зустрічаються скрізь, де є життя. Так от і печери — це місця, що не позбавлені цих членистоногих. Коли печера відкривається або відкрита, в ній формується певна фауна різноманітних тварин. Протягом багатьох років формується як автохтонна, так і алохтонна фауна. Як було сказано в попередніх розділах, у печерах з'являються організми, життєдіяльність яких пов'язана з печерами в різній мірі: від типових троглобіонтів до випадкових мешканців підземель.

Обсяг групи

Серед кліщів є як вільноживучі, так і паразитичні форми. Серед вільноживучих основну частку складають ґрунтові кліщі (це різні групи, серед яких, наприклад, є представники ряду Acariformes (панцирні кліщі, Oribatidae, та червонотілкові кліщі, Trombiculidae) та ряду Parasitiformes — гамазові кліщі (Gamasidae) [5]. Ці кліщі існують за рахунок органіки, що накопичується в печері, і при цьому самі приймають участь у її розщепленні (кліщі, які зустрічаються на трупах різних тварин та їхніх екскрементах).

Також значну частину у фауні печер складають паразитичні кліщі. Вони є або постійними паразитами, проводячи увесь свій життєвий цикл поруч із хазяїном і в його місцеперебуванні, або тимчасовими, тобто паразитують тільки на певних стадіях свого життєвого циклу.

Огляд таксонів

Ряд Parasitiformes. Родина Macronyssidae Oudemans, 1936 (=Liponyssidae Ewing, 1923). Рід *Macroronyssus* Kolenati, 1858. *M. flavus* (Kolenati) — паразитує на всіх *Rhinolophus ferrumequinum*, *Miniopterus schreibersii*, *Myotis blythii*, *Myotis myotis*, *Plecotus auritus*, *Barbastella barbastellus* [1, 6]. *M. rhinolophi* (Oudemans) — на *Rhinolophus hip-*

posideros, *R. ferrumequinum*, у Ф. Вшивкова описаний як *Lepronyssoides markewitschi* [6, 9]. *Macroronyssus* sp. — *Myotis myotis*, *Leuconoe daubentonii*, *Plecotus austriacus*, *Barbastella barbastellus* [2, 6]. Рід *Steatonyssus* Kolenati, 1858. *S. murinus* Luc. — *Pipistrellus pipistrellus* з печери Червона в лютому 1960 р. [6]. Рід *Spinolaelaps* Radford, 1940 — *Rhinolophus ferrumequinum* у 1959–60 рр. у Мишачій Щілині, біля с. Веселе у Наскріжному Гроті [6].

Родина Laelaptidae Berlese, 1892. Рід *Laelaps*. *Laelaps pavlovskyi* — специфічний паразит польової миші (*Apodemus agrarius*), одноразово знайдений на довгокрилі (*Miniopterus schreibersii*) у печері біля с. Ділове Рахівського р-ну Закарпатської обл. [1].

Родина Parasitidae Oudemans, 1901. Gen. sp. — *Rhinolophus ferrumequinum* [1].

Родина Spinturnicidae Oudemans, 1901. Рід *Spinturnix* v. Heyden, 1826. *S. vespertilionis* L., 1758 — специфічний паразит кажанів [4]. *Rhinolophus hipposideros*, *R. ferrumequinum*, *Miniopterus schreibersii*, *Myotis blythii*, *M. myotis*, *Barbastella barbastellus* [1, 10]. *S. kolenatii* Oudemans, 1910 — *Eptesicus serotinus* у лютому 1961 р. у п. Червона [6; 10]. *S. myoti* Smithson, 1936 — *Rhinolophus hipposideros*, *R. ferrumequinum*, *Myotis myotis*, *Leuconoe daubentonii*, *Plecotus auritus* [3, 6, 10, 13]. *S. plecotinus* Oudemans, 1910 — *Plecotus auritus* [2]. *S. psi* Kol. — *Rhinolophus hipposideros*, *Eptesicus serotinus* [10]. Рід *Eyndhovenia* Rudnick, 1960. *E. euryalis* (Can.) — *Rhinolophus ferrumequinum*, *Barbastella barbastellus* [6]. Рід *Paraperiglischus* Rudnick, 1960. *P. rhinolophus* (C. L. Koh.) — *Rhinolophus ferrumequinum* у лютому 1960 р. у печ. Зміїна, у липні 1960 р. у печерному місті Тепе-Кермен [6].

Родина Ixodidae Murr. Рід *Ixodes* Latr, 1795. *I. crenulatus* Koch — звичайний паразит багатьох видів ссавців. Одиначна реєстрація з допомогою ґрунтової пастки у п. Дуче (Буковина). *I. pospelovi* — *Rhinolophus hipposideros*, *Plecotus auritus* [7; 10]. *I. ricinus* Latr. — *Plecotus auritus*, *Eptesicus serotinus* [10]. *I. vespertilionis* Koch, 1844 — *Rhinolophus hipposideros*, *R. ferrumequinum*, *Miniopterus schreibersii*, *Myotis blythii*, *M. myotis*, *M. mystacinus*, *Nyctalus noctula*, *Eptesicus serotinus* [1, 2, 7, 9, 10, 13]. Ґрунтові пастки в печерах Романія (Закарпаття), Затишна, Стрімка (Прикарпаття), Баламутівка, Дуче (Буковина). Рід *Hyaloma* Koch. *H. plumbeum* Panz. — *Miniopterus schreibersii* [8].

Родина Argasidae Can. Рід *Argas* Latr. *A. (Carios) vespertilionis* (Latreille, 1802) — *Rhinolophus hipposideros*, *R. ferrumequinum*, *Miniopterus schreibersii*, *Myotis blythii*, *M. myotis*, *M. mystacinus*, *Plecotus auritus*, *P. austriacus* (печ. Середня, 2002), *Nyctalus noctula* [12, 13].

Ряд Acariformes. Родина Trombiculidae Ewing, 1929. Рід *Leptotrombidium* Nagayo, Mijagawa, Mitamura, Imamura, 1916. *L. russicum* Oudemans, 1902 — *Rhinolophus hipposideros* (п. Вертеба, Поділля), *Leuconoe daubentonii* (ДШС, Київ), *Plecotus auritus* (печ. Млинки, Поділля) [2, 13]. Gen. sp. — *Plecotus auritus* [1].

Родина Sarcoptidae. Рід *Nyctericepus*. *N. poppei* Oudemans, 1897 — знайдений на *M. blythii* з спиртового фонду Зоологічного музею ННПМ з позначкою на етикетці «п. Червона, 1938 р.» [13].

Біологічні особливості групи

Характер перебування у печерах. Оскільки основними мешканцями печер серед макрофауни, тобто хребетних, є кажани, то саме вони стають по-

тенційними хазяями паразитичних кліщів. Серед таких кліщів представники таких родин: Spinturnicidae, Macronyssidae, Ixodidae, Argasidae (ряд Parasitiformes); Trombiculidae, Sarcoptidae (ряд Acariformes). Для більшої частини паразитичних кліщів печери, як і всі інші біотопи, не є основним середовищем існування, а виступають тільки як середа другого ступеню, тобто ектопаразити в більшій мірі пов'язані зі своїми хазяями, ніж з певними біотопами. Саме тому далі ми приводимо перелік паразитичних кліщів із зазначенням видів кажанів, на яких їх було зареєстровано. Про підземні місця знаходження кажанів-хазяїв можна дізнатися з розділу 3.4. "Кажани" [11]. Місця реєстрацій наводяться для видів, які паразитують на стадії личинки, проте мають вільноживучу стадію, а також для одиничних знахідок.

Загальна чисельність паразитичних кліщів у підземеллях залежить від багатьох факторів, таких як наявність хазяїв у сховищах, стан популяцій видів-хазяїв та їх кількісні показники та ін.

Чисельність окремих груп дуже відрізняється залежно ступеню спеціалізації груп паразитів до певних видів хазяїв. Серед видів кліщів є як масові паразити (*Spinturnix myoti*, *Macroronyssus flavus*), чисельність яких на одній особині кажана може коливатися від 5 до 100 екземплярів, так і види, чисельність яких не перевищує 1–5 екземплярів (*Argas vespertilionis*, *Ixodes*).

Джерела інформації: [1] — Белоконь и др., 1963; [2] — Бобкова, 2001; [3] — Бобкова, 2002; [4] — Брегетова, 1956; [5] — Бэкер, Уартон, 1952; [6] — Вшивков, 1963; [7] — Емчук, 1954; [8] — Емчук, 1963; [9] — Емчук, 1960; [10] — Татаринов, 1973; [11] — Петрушенко, 2004b; [12] — Филиппова, 1966; [13] — власні спостереження.

Оксана Бобкова



2.9. Маловивчені групи печерних безхребетних

Poorly-investigated groups of cave invertebrates. — Julia Zizda. — A brief review of invertebrate groups founded in cave of Ukraine, but not reviewed in systematic chapters given above: Turbellaria, Oligochaeta, Hirudinea, Pseudoscorpiones, Opiliones, Myriapoda, Thysanura, Dermaptera, Plecoptera, Psocoptera, Homoptera, Trichoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera, Siphonoptera. Troglobiont species are just in groups Chilopoda (1 sp.) and Opiliones (1 sp.).

Вступ

Фауна печер надзвичайно різноманітна, проте вся вона не може бути охоплена високим рівнем досліджень через складності збору і визначення матеріалу, через відсутність фахівців тощо. У наведених вище оглядах систематичних груп представлено інформацію про найбільш типові групи безхребетних, багатих на троглобіонтів і стигобіонтів (зокрема, колемболи, жуки, ракоподібні) [5–7]. Проте існує чимало інших груп тварин, так чи інакше пов'язаних з печерами та іншими типами підземних порожнин [12].

Так, у нещодавньому огляді Г. Амелічева [1] щодо ступеню вивченості троглофауни Криму наведено дані про присутність 23 крупних систематичних груп (від найпростіших до гризунів) у 20 печерах Криму. У цьому огляді узагальнено дані про групи, що не увійшли до ключових груп (розділ 2–3). Дані про них взято з літератури [3, 10], описів регіонів (розділ 4), оглядів В. Кнуса [12] та Г. Амелічева [1]¹.

Обсяг груп

Серед груп, що не розглянуті у наведених вище розділах, є ще 16 до певної міри троглофільних груп: тип Plathelminthes — клас турбеллярій (Turbellaria); тип Annelides — класи малоцетинкових (Oligochaeta) і п'явок (Hirudinea); тип Arthropoda — клас багатоніжок (Myriapoda: Chilopoda et Diplopoda), два ряди класу павукоподібних (Pseudoscorpiones et Opiliones) та 11 рядів комах (Insecta). Серед останніх — ряд щетинкохвостих (Thysanura) з групи первиннобезкрилих (Apterigota), а з групи крилатих (Pterigota) — ряди щипавок (Dermaptera), веснянок (Plecoptera), сіноїдів (Psocoptera), рівнокрилих (Homoptera), волохокрильців (Trichoptera), лусокрилих (Lepidoptera), перетинчатокрылих (Hymenoptera), двокрилих (Diptera), бліх (Siphonoptera).

¹ Всі праці, видані до 1960 р., наводяться за Г. Амелічевим з кол. [1, 2].

Плоскі та кільчасті черви

Турбеларії (*Turbellaria*) — за В. Кніссом [12], в печерах України відсутні. За Я. Лебединським (1904), відомі з 3-х печер Криму: Іограф, Борю-Тешик, Бінбаш-Коба. У Закарпатті вказані з печ. Молочний Камінь (не визначені) [8].

Малоцетинкові (*Oligochaeta*) — відомі з 5 печер Криму за працями Я. Лебединського (1904), Я. Бірштейна [3], А. Коваля [13]: Віллябурунської (*Eisenia fetida* (Sav.)), Аю-Тешик (*Bimastus tenuis* (Eis) [3]), Іограф, Бінбаш-Коба і Терпи-Коба (за [1]). У Закарпатті відомі з печ. Упорна (не визначені) [8]; В. Кнісс [12] наводить *Eisenia fetida* для печер Закарпаття з посиланням на давні праці Міхальсена (Michalsen, 1926) та Малевича (1947).

П'явки (*Hirudinea*) — відомі у Закарпатті з печ. Романія (не визначені) [8]. Нам відомо про спостереження А. Скринніковою в печ. Мармурова (Крим; правий хід) “п'явок” з описом: “у воді, прозорі, рожеві, плескати, вигиналися при плаву, >1 см”. Кнісс [12] згадує з печер суміжних країн представника троглобіонтного роду *Erpobdella octoculata* L., з України невідомого; а в ЧКУ [15] для джерел передгірного Криму вказаний *Erpobdella stschegolewi* Lukin, Epstein, 1960 (не виключено, що це були планарії, яких знаходив в печерах Чатирдагу Р. Варгович [особ. повід.]).

Багатоніжки (*Myriapoda*)

Губоногі (*Chilopoda*) — відомі за знахідками в печерах Криму і Закарпаття. З Криму описані Я. Бірштейном [3] та Н. Залеською [10] з печ. Скельської 2 види — *Lythobius scelicus* Zal. (троглобіонт, ендемік Криму) та *Lythobius stuxbergi* Sseliv.; з печ. Червона — *Lythobius stuxbergi* Sseliv., *L. curtipes* Koch., *L. vehmens* Lignau (=“*lucifugus*” s. Лебединський, 1904) [3], в печ. Сюдюрлю — *L. curtipes* Koch. [3]. Три останні наводить Г. Амелічев [1]¹ для печ. Іограф, Суук-Коба, Бінбаш-Коба. В Закарпатті знайдені в печ. Молочний Камінь, Гребінь і Сифон (без ідентифікації), Білих Стін (*Lythobius erythrocephalus*) і Довгаруна (*Lythobius* sp.) [8]. З печер Закарпаття також відомий *L. agilis* Koch, 1847 [11].

Багатоніжки inc. sed. (*Myriapoda*) — багатоніжок (вид не відомий) відмічено в печ. Аю-Тешик, Крим [2]. В Закарпатті вказані з печер: Упорна і Перлинна, Верхня (без ідентифікації) [8].

Двопарноногі (*Diplopoda*) — в Криму виявлені в печ. Борю-Тешик — *Blaniulus pulchellus* Heach [3], в печ. Скельська — *Brachijulus tauricus* Allems та *Br. rossicus* Tim. [3]; для Криму вказують також *Polydesmus mediterraneus oertzeni* Verhoeff, 1911 [9]. В Закарпатті знайдені в печ. Романія (*Polydesmus complanatus*, *Leptojuulus* sp.), Довгаруна (*Polydesmus* sp.) [8], Сифон і Стационар (без визнач.). *Polydesmus* sp. із печер Закарпаття вказує С. Льовушкін [12, 14].



¹ З посиланням на Бірштейна (1961), Плігінського (1927), Залеську [10] і Лебедева (1914).

Павукоподібні

Псевдоскорпіони (*Pseudoscorpiones*) — відомі з Криму: з печ. Червона — *Chthonius tetrachelatus* Preyss [3]; з Суук-Коба — *Ideoblothrus roszkovscii* [3] та *Pseudoblothrus roszhkowskii* Redik. (троглофіл) (Редикорцев, 1917, за [2], Wolf 1938, за [12]). З Криму відомі також за працями Н. Лебедева (1914: печ. Скельська) і В. Плігінського (1927: печ. Червона) [1]. У Закарпатті відомі з 4-х печер: Перлина, Білих Стін, Каньйон-Нова і Верхня (без ідентифікації) [8].

Косаріки (*Opiliones*) — один троглобіонтний вид *Buresiola coecum* Greze, 1911, багаторазово згаданий з печер Криму в літературі (Грезе, 1911; Плігінський, 1914; Левушкин, Старобогатов, 1963; Wolf, 1938: цит. за [12]): Узунджа, Борю-Тешик і Скельська. Для Криму вказували також *Phalangodes taurica* (Лебединський, 1914), але В. Кнісс припускає його ідентичність з молодими *Buresiola coecum* [12]. Виявлені у Закарпатті в печ. Романія, Упорна і Стационар (*Ischyropsalis manicata*), Білих Стін, Молочний Камінь, Гребінь, Сифон та Лабіринтова (не визначені) [8].

Комахи групи Entognatha та Hemimetabola

Двохвістку (*Diplura*) — Крим: печ. Червона, Скельська, Сюдюрлю, Аю-Тешик (в усіх два види — *Campodea¹ staphilinus* Westw., *C. taurica* Sylvestri [3]). Для Закарпаття: вказані (без визначення) з більшості досліджених печер: Романія, Упорна, Перлинна, Молочний Камінь, Гребінь, Сифон, Каньйон-Нова, Верхня [8].

Щетинкохвості (*Thysanura*) — Закарпаття: печ. Каньйон-Нова (без ідентиф.) [8].

Щипавки (*Dermaptera*) — одна вказівка на знахідку в печерах Криму: Віллябурунська [13] (без ідентиф.).

Веснянки (*Plecoptera*) — в Криму знайдені лише у печ. Віллябурунська (*Forficulidae*) *Forficula* sp. [2]. В Закарпатті знайдені лише в одній печері: Упорна (без ідентифікації виду, стадія німфи) [8].

Сіноїди (*Psocoptera*) — знайдені у Закарпатті у печ. Упорна (без визнач.) [8].

Рівнокрилі (*Homoptera*) — у печерах Криму нема; Закарпаття — печ. Упорна, Перлина (без визначення), Молочний Камінь (*Rhopalosiphonius latysiphon*) [8].

Комахи групи Holometabola

Волохокрильці (*Trichoptera*) — відомі за даними А. Коваля [13] та Я. Бірштейна [3] з печер Криму, у т. ч.: *Stenophylax permistus* McLach — з усіх досліджених печер (Віллябурунська, Аю-Тешик, Жовта, Узунджа). З печ. Віллябурунська вказаний також *S. meridionalis* Mai (Limnephilidae) ([3], а з печ. Аю-Тешик — *Mystacides tynaeoides* Scop. [3]). Для Закарпаття вказані з печ. Молочний Камінь (без ідентифікації) і Стационар (*S. permistus*) [8].

Лускокрилі (*Lepidoptera*) — для “багатьох кримських печер” Я. Бірштейном [3] і В. Кніс [12] вказують двох троглофілів — *Triphosa dubitata* та *Scoliopteryx libatrix*. Першого з них вказано (у т. ч. для печ. Віллябурунська) і в інших оглядах: Плігінського (1927), А. Коваля [13], Г. Амелічева [1]. Невизначених метеликів Я. Бірштейн [3] вка-

¹ *Campodea* — одна з трьох ключових груп тварин-сапрофагів, згаданих в “печерній” Рекомендації 36 Постійного комітету Бернської конвенції [16].

зує для печ. Червона. У Закарпатті відомі ті самі два види з печ. Перлинна, Станіонар, Лабіринтова, Затоплена; а у печ. Білих стін — ці два види + *Vanessa io*, у печ. Молочний Камінь — *Triphosa dubitata* [8]. Для Львівщини (печ. Медова і Страдецька) також характерні *Scoliopteryx libatrix* L. та *Inachis io* L. (розділ 4.5).

Перетинчастокрилі (Hymenoptera) — Крим, печ. Віллябурунська — Ichneumonidae: *Diphys quadripunctorius* Muell. [13]; Закарпаття, печ. Романія, Білих Стін — Ichneumonidae gen. sp., печ. Станіонар — Ceraphronoidea gen. sp. [8].

Двокрилі (Diptera) — За В. Книсом, є лише 1 троглофіл з Криму — *Limonia nubeculosa* Mg. [12]. Крим: печ. Скельська — *Limonia nubeculosa* Mg. (“багато в усіх печерах”), *Sciara spectrum* Wurtz., *Phora pulicaria* Fall., *Trichocera maculipennis* Meig., *Exechia* sp. [3]. Слідом за Лебедевим (1914), Я. Бірштейн [3] відмічає *Sciara spectrum* ще для 4-х печер: Сюдюрлю, Узунджська, Коккозської-2, Капли-Каянської, а для печ. Червона — *Heteromyza atricornis* Meig. (імаго, личинки, лялечки) та *Amoebalera* (?) *spectabilis* Lw. В печ. біля р. Жовтої знайдено *Amoebalera* (?) *spectabilis* Lw. та *Rhytosia* sp. Останній відмічено і в Аю-Тешик [3]. Коваль [13] вказує на знахідки 3-х видів Heleomyzidae в печ. Віллябурунська: *Heteromyza atricornis* Meig., *Eccoptomera emarginata* Lw., *Scoliocentra amplicornis* Czerny. В Закарпатті невизначені Diptera вказані для печер: Упорна (личинки і дорослі), Романія, Гребінь, Перлинна, Білих Стін, Молочний Камінь, Каньйон-Нова, Довгаруна, Кузій, Станіонар і Лабіринтова [8], а для печ. Сифон вказано наявність “безкрилих кровососок” [8]: Nycteribiidae.

Блохи (Siphonoptera) — Крим, печ. Віллябурунська: Nystrichopsyllidae: *Ctenophthalmus proximus* (Wagner), Leptopsyllidae: *Leptopsylla taschenbergi* (Wagner) [2].

Раритетні види

Розглянуті тут групи найменш досліджені біоспелеологами. Визначення роду і виду є переважно в давніх працях (початку та середини 20 ст.), натовість у більшості сучасних праць матеріал визначено лише до рядів. Троглобіонтами є лише по одному виду багатоніжок і косариків; троглофіли відомі серед псевдоскорпіонів (1 вид), двокрилих (1) і лускокрилих (2).

Найбільш унікальними серед них є: 1) багатоніжка *Lythobius scelicus* Zal. з печ. Скельська, зі статусом троглобіонта, ендеміка і третинного релікта [4]; 2) косарик *Buresiola coecum* Greze, 1911, поширений в печерах Криму, також троглобіонт [12]; 3) псевдоскорпіон *Pseudoblothrus roszhowskii* Red., троглофіл, відомий також з печер Криму, має статус третинного релікту [12]. Ці види, як і згадані вище троглофіли, характерні саме для печер Криму.

Джерела інформації. [1] — Амелічев, 2005; [2] — Амелічев та ін., 2004; [3] — Бірштейн, 1963; [4] — Бірштейн, Левушкин, 1967; [5–7] — Варгович, 2004а–в; [8] — Варгович, Мониц, 2004; [9] — Головач, 1978; [10] — Залеская, 1963; [11] — Залеская, 1978; [12] — Книс, 2001; [13] — Коваль, 2001; [14] — Левушкин, 1962; [15] — Щербак, 1994; [16] — Recommendation, 1992.

Юлія Зізда, Ігор Загороднюк

Розділ 3. Огляд систематичних груп хребетних

Цей розділ включає нариси про окремі систематичні групи хребетних, які виявлені в печерах України і є одними з основних постачальників органіки. У їх числі дві групи амфібій (саламандрові та стрибуни), три групи ссавців (кажани, хижі та гризуни) і птахи. Подано нарис історії розвитку спелеофаун України протягом четвертинного періоду.

Chapter 3. Review of systematic groups of vertebrates

This chapter includes the descriptions of the separate systematic groups of the vertebrates, that inhabit caves of Ukraine, and that are the most important suppliers of organics. Among them, there are two groups of amphibians (caudates and anurans), three groups of mammals (carnivores, bats, rodents), and birds.

Sketch of natural history of speleofaunas during the Quaternary of Ukraine is presented.