

УДК 595.713\*

## НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЛАБОРАТОРНОГО РАЗВЕДЕНИЯ НОГОХВОСТОК (COLLEMBOLA, ENTOGNATHA) РАЗЛИЧНЫХ СЕМЕЙСТВ

И. В. Бондаренко<sup>1</sup>, Е. В. Старостенко<sup>1</sup>, М. В. Тарашук<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Донецкий университет, ул. Щорса, 9, 340055 Донецк, Украина

<sup>2</sup> Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, 252601 Киев-30, ГСН, Украина

Получено 16 января 1997

Деякі особливості лабораторного розведення ногохвосток (*Collembola*, *Entognatha*) різних родин. Бондаренко І. В., Старостенко Е. В., Тарашук М. В. — Ознайомлення з результатами першого в Україні досвіду лабораторного культивування колембол. Описані деякі етологічні особливості видів колембол, а також зовнішній вигляд та локалізація яйцекладок в умовах лабораторного культивування. Виявлено основні харчові переваги колембол різних родин, що частково доповнюють і підтверджують дані літератури. Підкреслюється важливість лабораторного експерименту для вирішення ряду складних питань біології, екофізіології та таксономії.

Ключові слова: ногохвостки, колемболи, лабораторне розведення, культивування, яйцекладки, харчування.

**Some Peculiarities of the Laboratory Breeding of Springtails (*Collembola*, *Entognatha*) of Different Families.** Bondarenko I. V., Starostenko H. V., Tarashchuk M. V. — The results of the first experience on laboratory breeding of collembolans in Ukraine are discussed. Some ethological peculiarities of springtails species are described alongside the external view of eggs and the usual habits of egg laying under laboratory conditions. The main food preferences of collembolans of different families are defined completing and confirming the literature data. The importance of the laboratory experiment in the resolving of the complicated problems of biology, ecophysiology and taxonomy is emphasized.

Key words: springtails, collembolans, laboratory breeding, egg laying, food preferences.

Настоящее сообщение имеет целью ознакомление с первым в Украине опытом лабораторного разведения ряда (16) видов ногохвосток и предварительного наблюдения за некоторыми особенностями биологии и аутоэкологии в лабораторных условиях. Такие опыты в мировой практике изучения колембол посвящены широкому спектру вопросов биологии, аутоэкологии и физиологии видов. Многочисленные лабораторные исследования раскрывают детали жизненного цикла эмбрионального (Захвяткин, 1969; Tyszkiewicz, 1976; Mutt et al., 1984) и постэмбрионального (Hale, 1965 a,b; Barra, 1976; Betsch, 1974, 1975; Betsch, Vannier, 1977; Lauga-Reyrel, 1977; Takeda, 1983; Варшав, 1985, 1994; Норкин, in press) развития некоторых видов, а также изменения параметров развития под влиянием различных факторов. Особое внимание исследователей привлекают вопросы развития и размножения, половое поведение видов слитнобрюхих ногохвосток как самое сложное среди колембол (Paclt, 1956; Hale, 1965 a,b; Cassagnau, 1971; Waldorf, 1975; Betsch-Pinot, 1976, 1977; Bretfeld, 1977). Отдельного упоминания заслуживает работа Поморского и Вейчел (Pomorski, Weichsel, 1993) посвященная "строительному" поведению недавно описанного вида онихиурид *Hutenaphorura polonica* Pomorski, 1990, характеризующегося исключительными биологическими адаптациями к жизни в гниющей древесине. Наиболее полно раскрыты жизненные циклы *Folsomia candida*, *Oxychiurus armatus*, некоторых видов следующих родов: *Hypogastrura*, *Xenylla*, *Sinella*, *Pseudosinella*, *Tomocerus*, *Bourletiella*, *Heterosminthurus*, *Sminthurus*. Множество экспериментальных исследований посвящены особенностям питания (Waldorf, 1971; Joosse, Testerink, 1977; Tosi et al., 1977; Tosi, 1979; Johnson, Wellington, 1983; Варшав, 1985; Walsh, Bolger, 1993, 1995; Urbasek, Rusek, 1994; Draheim, Larink, 1995; Sabatini, Innocenti, 1995). Такие проблемы, как пищевая химическая регуляция популяционных параметров (феромоны) (Usher, Hider, 1975; Mertens et al., 1979; Leonard, Bradbury, 1984), влияющие факторы среды (Стебаева, 1975; Стебаева и др., 1977;

Thibaud, 1975, 1977; Snider, 1983; Krzysztofowicz, Jura, 1995) и загрязнений (Bengtsson et al., 1985), конкурентные либо синэргические взаимоотношения между видами коллембол (Longstaff, 1976; Walsh, Bolger, 1993), соотношение партеногенетических и диплольных фаз в жизненном цикле (Kurup, Prabhuo, 1977; Takeda, 1983), постэмбриональная морфологическая дифференциация, включая хетотаксию (Hale, 1965c; Mitra, 1973) и многие другие успешно решаются с применением экспериментального лабораторного метода. Однако несмотря на такой несомненный интерес к лабораторному наблюдению и эксперименту, в познании биологии, экофизиологии большинства видов коллембол сделаны лишь первые шаги, многие же виды остаются пока за пределами внимания, преимущественно по причине трудности разведения.

**Материал и методика.** В нашей работе мы придерживались методик разведения, предложенных Е. Варшав (1994) и Ж.-М. Тибо (Thibaud, 1970). Для выращивания коллембол использовались стеклянные банки (чашки типа Петри с крышками) диаметром 4,5 и 4 см и высотой 2,2 и 1,8 см. На дно чашек помещался гипсово-угольный субстрат, представляющий собой смесь гипса и активированного угля в различных пропорциях (9:1, 15:1, 30:1) с добавлением воды.

Выгонку коллембол из почвенных образцов осуществляли по общепринятой методике в воронках типа Берлезе-Тульгрена. Коллембол выгоняли в чашки Петри с водой, а затем выбирали из подной пленки тонкой кисточкой и помещали в заранее подготовленные бюксы с субстратом, по 10 - 15 особей в каждую чашку.

Следуя рекомендации Е. Варшав (1994), из малочисленных видов, выделенных из одной пробы, мы формировали смешанные культуры, а из массовых видов — монокультуры.

Затем бюксы с коллемболами помещали в эксикаторы, на дно которых наливали дистиллированную воду, и закрывали крышками для поддержания высокого уровня влажности, необходимого для большинства почвенных и поверхностных видов ногохвосток (Стебаева, 1975; Thibaud, 1970). Культивирование происходило при нестабильных комнатных температурах: от +13,5° до +28° С. Общий вид культивированных бюксов изображен на рисунке 1.

За полугодичный период исследований были сформированы монокультуры 12 видов\* коллембол из 7 семейств:

1. Hypogastruridae: *Ceratophysella succinea* Gisin, 1949; *Hypogastrura socialis* Uzel, 1891;
2. Onychiuridae: *Protaphorura* sp. (рис.2); *Tetradonthophora gigas* Reuter, 1882;
3. Neanuridae: *Neanura* sp. (рис.3);
4. Isotomidae: *Isotoma* sp. *olivacea* (Tullb., 1871), Stach, 1947; *Folsomia candida* (Willem, 1902), Stach, 1947;
5. Entomobryidae: *Lepidocyrtus* sp.; *Orchesella quinquefasciata* (Bourlet, 1842);
6. Sminthurididae: *Sphaeridia* sp.;
7. Sminthuridae: *Sminthurinus bimaculatus*, Axelson, 1902; *Sminthurus* sp.

Наиболее "долгоживущими" (стабильными) оказались культуры гипогаструрид, онихиурид и представители слитнобрюхих.

**Питание коллембол в лабораторных условиях.** Из работ различных исследователей (Варшав, 1985, 1994; Thibaud, 1970, 1977; Стриганова, 1980) следует, что коллемболы являются полифагами, активно потребляя разлагающиеся ткани растений, почвенный детрит, споры и гифы грибов, зеленые водоросли, остатки животного происхождения. Пищевые преферендумы отдельных видов зависят от строения их ротового аппарата и от принадлежности к жизненной форме, адаптированной к определенным ярусам обитания (Определитель коллембол фауны СССР, 1988).

Лабораторные эксперименты, конечно, не отражают реальных трофических связей коллембол в природе, но позволяют примерно установить пищевые преферендумы культивируемых видов.

Ж.-М. Тибо, изучавший биологию Hypogastruridae, в качестве обычной подкормки использовал сухие пекарские дрожжи *Saccharomyces cerevisiae*, а для приманки гипогаструрид (в частности, *Ceratophysella engadinensis* Gisin, 1949) в природных условиях — кусочки сыра (Thibaud, 1970). Е. Варшав предлагает в качестве корма для лабораторных культур использовать питательную среду,

\* Из-за малочисленности отдельных видов нам в ряде случаев не удалось точно выяснить их видовую принадлежность, т.к. диагностику приходилось вести по живым экземплярам.



Рис. 1. Общий вид бюксов для культивирования коллембол.

Fig. 1. General view of the cultivation bottoms.

применяемую для разведения дрозофил. Эта среда включает такие компоненты, как манная крупа, пекарские дрожжи, сахар, агар-агар и вода (Варшав, 1985, 1994).

Мы использовали три основных вида подкормки — сухие пекарские дрожжи, смесь для питания дрозофил (смесь N1) и смесь N2, состоящую из манной крупы, сахара и дрожжей с добавлением воды, но без агар-агара. Помимо этих подкормок коллемболам предлагались разнообразные пищевые субстраты растительного и животного происхождения.

Корм раскладывали небольшими порциями (размеры пищевого фрагмента не более 0,5×0,5 мм) в центре бюксов с помощью препаровальных игл. По мере зарастания мицелием корм заменяли свежим, а его остатки убирали микроскребок, чтобы предупредить появление плесени.

В таблице 1 отражены пищевые предпочтения некоторых видов поговосток, наблюдаемые нами в лабораторных условиях.

Говоря о предпочтительности того или иного вида корма, мы руководствовались визуальными наблюдениями, ежедневно просматривая культуры под биноклем. При этом учитывали скорость поедания корма, активность поедания в присутствии альтернативного пищевого субстрата, обращали внимание на число особей, питающихся на данном корме, на следы поедания субстрата и наличие фекалий.

Из таблицы 1 видно, что гипогаструриды и онихиуриды проявляют склонность к микофагии, при этом первые отдают предпочтение дрожжам, а вторые — мицелию опенка зимнего. *Protaphorura* sp. и *Tetradonthophora gigas* активно питались и на растительных остатках, причем очевидно, что в пищу употреблялась не сама растительная клетчатка, а микрофлора, развивающаяся на ней. Особи *Protaphorura* sp. активно поедали корневые волоски на корешках проростков пшеницы.

*Neanura* sp. обнаружил пищевую приверженность к древесным остаткам. Следов поедания древесных волокон мы не обнаружили, что и не могло произойти, исходя из специфики сосущего ротового аппарата неанурид. Скопления особей возле этого субстрата и наличие фекалий указывает, однако, на его

Т а б л и ц а 1. Пищевые предпочтения некоторых видов Collembola в лабораторных условиях

T a b l e 1. Food preferences of some collembolan species under laboratory conditions

Виды	Пищевые субстраты									
	Смесь №1	Смесь №2	Сухие пекарские дрожжи	Фрагменты проростков пшеницы	Дубовый лиственный опад	Волокна древесины (лох серебрис)	Опенок зимний (мицелий, плод. тело)	Сыр, мясные волокна	Солома	Экзувии, трупы коллембол
<i>Hypogastrura socialis</i>	++	+—	++	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ceratophysella succinea</i>	++	++	++	—	—	—	—	—	—	—
<i>Protaphorura sp.</i>	+—	+—	—	+—	++	?	++	—	++	—
<i>Tetradonthophora gigas*</i>	?	—	?	?	++	?	?	?	?	—
<i>Isotoma sp. olivacea</i>	?	++	+—	?	?	?	—	—	?	+—
<i>I. notabilis</i>	++	?	—	?	?	?	?	?	?	—
<i>Folsomia candida</i>	++	?	++	?	?	?	?	?	?	—
<i>Neanura sp.</i>	—	—	+—	?	++	++	—	—	?	—
<i>Orchesella multifasciata**</i>	++	?	++	?	?	?	?	?	?	—
<i>O. flavescens</i>	+—	?	+—	?	?	?	?	?	?	—
<i>O. quinquefasciata</i>	+—	?	++	?	?	?	?	?	+—	—
<i>Tomocerus vulgaris</i>	+—	?	—	?	?	?	?	?	?	—
<i>Sphaeridia sp.</i>	—	—	—	++	++	++	?	?	++	—
<i>Sminthurinus bimaculatus</i>	—	—	—	++	++	++	—	?	++	—
<i>Sminthurus sp.</i>	—	—	—	?	?	?	?	?	++	—

Условные обозначения: “++” — активное питание на субстрате; “+—” — субстрат потреблялся лишь в отсутствие альтернативной пищи; “—” — питание не зафиксировано; “?” — данный пищевой субстрат не предлагался.

\* Для *Tetradonthophora gigas* отмечен случай питания на плодовом теле вешенки.

\*\* Для *Orchesella multifasciata* отмечено поедание спор плесневых грибов.

определенную пищевую привлекательность. Питание, очевидно, происходит на жидкой фракции гниющей древесины и на покрывающей ее микрофлоре.

*Lepidocyrtus sp.* в нашем опыте отдавал предпочтение дубовому опад. При этом обнаруживались следы поедания самой мякоти листа. В отсутствие этого корма вид переходил на питание подвявшими фрагментами стебля пшеницы. Три вида *Orchesella*, напротив, проявляли в нашем опыте склонность к поеданию дрожжей, плесневых гифов и спор на них. Кроме этого, для *O. quinquefasciata* отмечен случай питания на слегка увлажненной мертвой древесине.

Представители подотряда Symphyleopa проявили склонность к фитофагии и сапрофагии, поедая фрагменты зеленых частей пшеницы, разлагающийся растительный материал. Подкормки, содержащие дрожжи, игнорировались всеми тремя видами слитнобрюхих.

Наши наблюдения за питанием изотомид в некоторой степени согласуются с данными других авторов (Thibaud, 1977; Стриганова, 1980), отмечавшими преобладание среди них сапро- и микофагии. В опыте с *Folsomia candida* нами отмечено активное питание на смеси N1 и сухих дрожжах. При этом наблюдалась интенсивная откладка яиц с последующим успешным выводением молодежи. Этот вид по праву является наиболее популярным для лабораторного разведения видом коллембол и излюбленным тест-объектом для изучения различных химических и физических воздействий (Потапов, 1987; Usher, Hider, 1975; Johnson, Wellington, 1983; Leonard, Bradbury, 1984; Hopkin, in press). В нашей культуре *Isotoma* гр. *olivacea*, которая просуществовала только 1 месяц, мы отмечали питание на смеси N2. Кроме того, зафиксировано поедание экзуви-

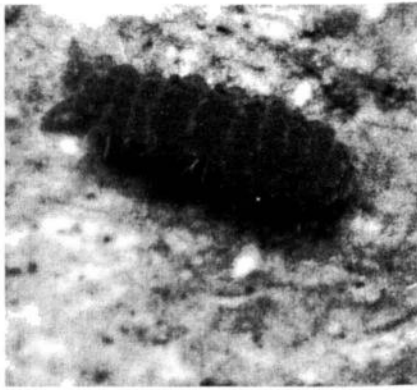


Рис. 2. Особь *Neatura* sp. 4-го личиночного возраста на субстрате бюкса.

Fig. 1. Specimen of *Neatura* sp. (4th instar) on the ground of the bottom.

ев и трупов других коллембол в этой культуре. Этот факт весьма четко демонстрирует потребность вида в белках животного происхождения.

Кроме того, мы наблюдали и случай хищничества у гипогаструрид, когда особи *Ceratophysella succinea*, случайно попавшие в бюкс со *Sminthurus* sp., съели отложенные ими яйца.

Таким образом лабораторные наблюдения за питанием ногохвосток выявляют основные пищевые предпочтения и свидетельствуют в пользу частичной специализации коллембол различных семейств, дополняя и подтверждая данные литературы по этому вопросу (Waldorf, 1971; Tosi et al., 1977; Tosi, 1979; Варшав, 1985).

#### Некоторые этологические особенности коллембол в лабораторных условиях.

В целом поведенческие реакции коллембол можно охарактеризовать как примитивные, что объясняется, очевидно, относительным постоянством условий жизни в почве и подстилке, а также древностью этой таксономической группы.

**Пищевое поведение.** При помещении пищевого комочка в центр бюкса, где находились гипогаструриды, некоторое время пребывавшие без подкормки, мы не отмечали ярко выраженных телотаксисных движений к источнику пищи. Коллемболы совершают довольно беспорядочные, но, вместе с тем, центростремительные перемещения и, спустя некоторое время, собираются в месте нахождения питательного субстрата. Аналогичное поведение наблюдалось и у других исследованных видов. По всей видимости, поиск пищи у коллембол связан не со зрительными, а с хеморецепторами. Временной интервал между помещением корма в бюкс и его обнаружением у гипогаструрид составлял от 5 до 60 мин, а у *Protaphorura* sp. достигал иногда 12 ч. Последний факт объясняется, вероятно, тем, что деятельность бактериальной и грибковой микрофлоры делает пищевой субстрат привлекательным для коллембол только спустя определенное время.

Следует отметить, что при длительном отсутствии подкормки гипогаструриды стремились покинуть бюкс, совершая вертикальные перемещения по стенкам и прыжки.

В целом, среди рассмотренных нами видов наибольшую склонность к вертикальным миграциям и расселению обнаружили *Hypogastrura socialis*, *Ceratophysella succinea* и *Isotoma* гр. *olivacea*. Представители энтомобриид (*Lepidocyrtus* sp., *Orchesella* spp.) и сминтурид (*Sminthurinus bimaculatus*) очень редко предпринимают попытки покинуть бюкс, хотя временами взбираются на его стенки, где длительное время могут находиться без движения.

Учитывая эти особенности поведения, необходимо в каждом конкретном случае подбирать для культивирования бюксы определенной высоты, чтобы предотвратить бегство особей и смешивание культур. В нашем случае высота бюкса 2,2 см была явно недостаточной для гипогаструрид и изотомид, но вполне оптимальной для других видов.

**Защитные реакции.** Для коллембол характерны элементы защитного поведения. Так, особи, имеющие прыгательную вилку, совершают прыжки, если к ним прикоснуться тонкой кисточкой, а гипогаструриды, неануриды и онихиуриды могут, кроме того, осуществлять реакции "замирания" — в ответ на прикосновение особь сворачивается и некоторое время находится без движения.

У *Tetradonthophora gigas* при легком надавливании на поверхности тергитов выступают капли беловатой жидкости с едким запахом. На теле некоторых особей *Protaphorura* sp. также выделяются пузырьки прозрачной жидкости, что также расценивается некоторыми авторами (Paclt, 1956, Bellinger, 1960, цит. по: Определитель коллембол..., 1988) как защитные реакции, однако, по нашему мнению, может представлять собой удаление избытка влаги через псевдоцелли.

У представителей *Symphyleona*, в частности, у *Megalothorax minimus*, *Sphaeridia* sp. и *Sminthurus* sp., отмечались движения чистки тела. Коллемболы время от времени чистили лапки, антенны, тяжи вентральной трубки, участки дорсальной поверхности брюшка. Любопытно, что *Dicyromina minuta* (одиночная особь в поликультуре), неоднократно наблюдаемая при подобном занятии, после процедуры чистки неизменно поглощала собранную капельку жидкости ротовым отверстием. Чистка антенн ротовыми органами (обрабатываемая антенна подгибалась к ротовому конусу) наблюдалась также и у *Folsomia candida*. У подуроморфных ногохвосток мы не наблюдали подобных движений. Учитывая этот факт, мы рекомендуем особенно тщательно следить за чистотой в бюксах, где содержатся гипогаструриды, неануриды и онихиуриды, т. к. грибной мицелий, быстро покрывающий поверхность субстрата, сильно налипает на лапки, антенны, щетинки, что иногда приводит к гибели особей.

Двигательная активность. При прямом освещении бюкса бинокулярной лампой отмечалось повышение двигательной активности коллембол, что, очевидно, является реакцией не только на свет, но и на повышение температуры. По данным Ж.-М. Тибо (Thibaud, 1970), для гипогаструрид характерны периоды неподвижности отдельных особей, что связано с линьками или подготовкой к яйцекладке. Наши наблюдения подтверждают справедливость этих данных не только для *Hypogastruridae*, но и для представителей других семейств, у которых периоды активности чередуются с периодами неподвижности.

Интересно, что в отсутствии подкормки, вокруг которой обычно происходит фокусировка всех особей, разные виды ведут себя по-разному. Гипогаструриды, онихиуриды, энтомобрииды и изотомиды предпочитают передвигаться вдоль стенок, представители слитнобрюхих беспорядочно мигрируют по всей поверхности бюкса, а особи *Neanura* sp. забиваются в микротрещины субстрата. Вообще, *Neanura* sp. ведет более скрытный образ жизни по сравнению с другими наблюдаемыми видами: особи предпочитают скрываться под фрагментами коры, листовых пластинок, забиваются между волокнами древесины и прячутся в щелях субстрата. Лишь личинки ранних стадий этого вида проявляли некоторую склонность к свободному перемещению по субстрату бюкса, вероятно, с расселительной целью. Из этого можно предположить, что в природе расселительные миграции неанурид совершаются преимущественно неполовозрелыми особями.

В целом, наибольшая двигательная активность среди рассмотренных семейств присуща энтомобриидам: особи *Lepidocyrtus* sp., *Tomocerus vulgaris* при прямом освещении стремительно передвигались по бюксу, совершая резкие движения головой и всем телом, также частые скачки на значительные расстояния, постоянно ощупывая антеннами друг друга и субстрат.



Рис. 2. Половозрелая особь *Protaphorura* 6-го личиночного возраста.

Fig. 1. Specimen of *Protaphorura* (6th instar).

Некоторые особенности откладки яиц. Из наблюдаемых нами в лабораторных условиях видов нам удалось фиксировать яйцекладки только у девяти. В таблице 2 мы приводим некоторые данные о внешнем виде и локализации яйцекладок у различных видов коллембол.

Как видно из таблицы 2, представители подуроморфных коллембол предпочитают “кучную” откладку яиц, а энтомбрииды и слитнобрюхие откладывают одиночные яйца, используя, в некоторых случаях, плоские поверхности листовых пластинок, как это делает *Sphaeridia* sp. и *Sminthurinus bimaculatus*. Отмечено, что *Sminthurinus* sp., как и другие Symphyleona (Определитель ..., 1988), покрывает яйца слоем жидких экскрементов и выкатывает их по поверхности субстрата. В результате образуется защитная пленка, предохраняющая яйца от высыхания.

Для получения моновидовых культур необходимо перенесение яйцекладок в отдельные бюксы с помощью тонкой препаровальной иглы (Thibaud, 1970). В ходе наблюдений складывается впечатление, что изолированные свежие яйцекладки гипогаструрид более подвержены зарастанию мицелием (а, следовательно, и гибели), чем те, которые были изолированы уже к моменту появления у яиц глазных зачатков, примерно на 10–11 день развития. Возможно, что присутствие в бюксе взрослых особей частично угнетает развитие мицелия в результате постоянного механического повреждения грибных гиф.

Ритуализированное поведение. У наблюдаемых нами видов контакты между особями были сведены, в основном, к ощупыванию друг друга антеннами и к движению избегания - при случайном столкновении двух особей. Например, наибольшая “коммуникабельность” была отмечена у особей *Lepidocyrtus* sp., которые постоянно ощупывают друг друга антеннами и предпочитают держаться агрегированно. То же характерно и для *Folsomia candida*, которые, помимо ощупывания подрагивающими антеннами, часто касаются друг друга ротовыми органами, вытянув их вперед. При этом наблюдается слабая реакция избегания у ощупываемой особи, которая, немного переместившись, вскоре возвращается к прежнему скоплению. Очевидно, слабое развитие либо полное отсутствие, как в случае с *F. candida*, зрительных анализато-

Т а б л и ц а 2. Локализация яйцекладок и внешний вид яиц у некоторых видов коллембол

T a b l e 2. Localization of egg laying and external view of eggs in some Collembolan species

Виды	Локализация яйцекладок	Внешний вид и число яиц в кладке
<i>Ceratophysella succinea</i>	У стенок бюкса, реже — в углублениях и щелях субстрат	Яйца желтовато-белые, блестящие, склеены между собой, от 2 до 30 шт. в одной кладке, реже — одиночные
<i>Hypogastrura socialis</i>	То же	То же
<i>Protaphorura</i> sp.	То же	То же, но число яиц в кладке — от 1 до 20 шт.
<i>Neanura</i> sp.	Локализованы под кусочками коры, поблизости от скопления половозрелых и ювенильных особей.	Крупные грязновато-молочно-белые яйца в одной кладке 5–10 шт.
<i>Folsomia candida</i>	У стенок бюкса, в углублениях и щелях субстрата.	Яйца после откладки молочно-белые, на следующий день желтеют, блестящие, склеены между собой, от 5 до 40 шт. в одной кладке
<i>Orchesella quinquefasciata</i>	Разбросаны по поверхности субстрата вблизи сухих стеблей злака.	Яйца молочно-белые, в первые три дня блестящие, одиночные. За день до вылупления покрыты волосками и слегка увеличиваются в размерах
<i>Sphaeridia</i> sp.	Приклеены сверху на листовые пластинки злаков, дуба	Яйца розоватые, блестящие, слегка приплюснутые, расположены поодиночке или парами
<i>Sminthurinus bimaculatus</i>	То же	То же
<i>Sminthurus</i> sp.	Разбросаны по всей поверхности субстрата	Яйца матовые, имеют тонкую скульптуру, покрыты налипшими частицами субстрата, одиночные, реже — парные

ров не позволяет ногохвосткам использовать какие-то сложные формы визуальной коммуникации.

Однако, у представителей Symphyleona исследователи отмечают довольно сложные формы полового поведения при откладке сперматофоров, включающие элементы "ухаживания" (Paclt, 1956; Betsch, 1974; Betsch-Pinot, 1976, 1977; Bretfeld, 1977). Мы также отметили ритуализированное поведение у одной из самок *Sphaeridia* sp.: в ответ на стремительное приближение самца она приподняла свое брюшко над субстратом, вытянула вверх антенны и стала совершать вибрирующие движения всем телом. Самец быстро ретировался. Не исключено, что в данном случае мы наблюдали фрагмент или вариант полового поведения.

В заключение необходимо отметить, что экологические и этологические признаки играют далеко не последнюю роль в систематике и филогенетике организмов. Как считает М. С. Гиляров (1974), "...на начальной стадии дифференциации видов именно экологические различия, изменения отношений со средой и связанные с этим изменения поведения оказываются толчком к дивергенции форм, к видообразованию". В этом плане весьма любопытной представляется лабораторная постановка моновидовых культур и смешанных культур близких видов коллембол, что поможет исследователям в решении целого ряда систематических и филогенетических вопросов.

- Варшав Е. В.* О питании и влиянии диеты на жизненный цикл коллембол // Гельминты и их промежуточные хозяева. — Горький: Горьковский пед. ин-т, 1985. — С. 89–92.
- Варшав Е. В.* Обеспечение живым материалом лабораторного практикума по экологии // Фундаментальная методическая подготовка будущего специалиста по экологии и охране природы. — 2. Тез. докл. Российск. научно-практич. конф. — Орел, 1994. — С. 91–92.
- Гиляров М. С.* Экологические и этологические признаки в систематике насекомых // Журн. общ. биол. — 1974. — № 1. — С. 13–33.
- Захваткин Ю. А.* Морфология дробления яйца *Collembola* // Зоол. журн. — 48, в. 7. — 1969. — С. 1029–1040.
- Определитель* коллембол фауны СССР. — М.: Наука, 1988. — 214 с.
- Потапов М. Б.* Возможные механизмы регуляции численности популяции *Folsomia candida*. // Почв. фауна и почв. плодородие. Тр. 9 Междунар. коллоқ. по почв. зоол. Москва, 16–20 авг., 1985. — М., 1987. — С. 758–759.
- Стебаева С. К.* Резистентность ногохвосток (*Collembola*) различных жизненных форм к сухости // Зоол. журн. — 1975. — 54. — Вып. 11. — С. 1609–1617.
- Стебаева С. К., Сухова Т. И., Щербаков А. Н.* Отношение ногохвосток (*Collembola*) различных жизненных форм к градиенту температур // Зоол. журн. — 1977. — 56, вып. 7. — С. 1021–1029.
- Стриганова Б. П.* Питание почвенных сапрофагов. — М.: Наука, 1980. — 243 с.
- Barra J. A.* De'veloppement postembryonnaire de *Pseudosinella decipiens* et *P. impediens* sous certaines conditions experimentales // Rev. e'col. et biol. sol. — 1976. — 13, №2. — P. 385–397.
- Bengtsson G., Ohlsson L., Rundgren S.* Influence of fungi on growth and survival of *Onychiurus armatus* (*Collembola*) in a metal polluted soil // Oecologia. — 1985. — 68, № 1. — P. 63–68.
- Betsch J.-M.* Contribution a' l' e'tude de la reproduction chez les Bourletiellinae (*Collembola*, Symphyle'ones) // Pedobiologia. — 1974. — 14. — S. 179–181.
- Betsch J.-M.* Existence de deux phases juve'niles chez les collemboles symphyle'ones // C. r. Acad. sci. — 1975. — D 281, № 21. — P. 1601–1603.
- Betsch J.-M., Vannier G.* Caracterisation des deux phases juveniles d'*Allacma fusca* (*Collembola*, Symphyleona) par leur morphologie et leur ecophysiologie // Z. zool. Syst. und Evolutionsforsch. — 1977. — 15, № 2. — P. 124–141.
- Betsch-Pinot M.-C.* Le comportement reproducteur de *Sminthurus viridis* (L.) (*Collembola*, Symphyleona) // Z. Tierpsychol. — 1976. — 40, N4. — P. 427–439.
- Betsch-Pinot M.-C.* Les parades sexuelles primitives chez les collemboles symphyle'ones // Re'v. e'col. et biol. sol. — 1977. — 14, № 1. — P. 15–19.
- Bretfeld G.* Der Zyklus von Hautung, Paarung und Eiablage bei den Weibchen von *Heterosminthurus insignis* (Reuter, 1876) (*Collembola*, Symphyleona) // Rev. e'col. et biol. sol. — 1977. — 14, № 1. — P. 1–13.
- Cassagnau P.* Le spermatophore des collemboles Neanuridae // Rev. e'col. et biol. sol. — 1971. — 8, № 4. — P. 609–616.
- Draheim R., Larink O.* Effects of differently cultured fungi as a diet of *Collembola* // Acta Zool. Fennica. — 1995. — 196. — P. 168–170.



- Hale W. G.* Observations on the breeding biology of Collembola (I) // *Pedobiologia*. — 1965a. — 5, № 1–2. — P. 146–152.
- Hale W. G.* Observations on the breeding biology of Collembola (II) // *Pedobiologia*. — 1965b. — 5, № 3. — P. 161–177.
- Hale W. G.* Post-embryonic development in some species of Collembola // *Pedobiologia*. — 1965c. — 5, № 3. — P. 228–243.
- Hopkin S.* Biology of the Springtails (Insecta : Collembola) Oxford University Press. — 368 p. (In print).
- Jonson D., Wellington W.* Dispersal of the collembolan, (*F.candida*) as a function of age // *Can. J. Zool.* — 1983. — 61, № 11. — P. 2534–2538.
- Jooisse E., Testerink G. L.* The role of food in the population dynamics of *Orchesella cincta* (Linne') (Collembola) // *Oecologia*. — 1977. — 29, № 3. — P. 189–204.
- Krzysztofowicz A., Jura C.* Effect of the environmental temperature on the beginning of oviposition in the springtail *Tetradontophora bielensis* (Waga), (Collembola) // *Acta. Biol. Cracov.* — 1995. — 37. — P. 39–47.
- Kurup N., Prabhu N.* Facultative parthenogenesis in *Cyphoderus javanus* (Collembola: Insecta) // *Curr. Sci. (India)*. — 1977. — 46, № 5. — P. 168.
- Lauga-Reyrel F.* Contribution à l'étude du cycle biologique saisonnier de *Neanura monticola* (Collembole): aspects histologiques // *Bull. Soc. hist. natur. Toulouse.* — 1977. — 113, № 1–2. — P. 83–124.
- Leonard M., Bradbury P.* Aggregative behaviour in *Folsomia candida* (Collembola: Isotomidae), with respect to previous conditioning // *Pedobiologia*. — 1984. — 26, № 5. — P. 369–372.
- Longstaff B. C.* The dynamics of collembolan populations: competitive relationships in an experimental system // *Can. J. Zool.* — 1976. — 54, № 6. — P. 948–962.
- Mertens J., Blancaquaert J.-P., Bourgoignie R.* Aggregation pheromone in *Orchesella cincta* (Collembola) // *Rev. e'col. et biol. sol.* — 1979. — 16, № 3. — P. 441–447.
- Mitra S.* Observations on the postembryonic morphological differentiations including chaetotaxy in *Callyntrura* (*Handschinphysa*) *lineata* (Parona 1892) (Collembola: Entomobryidae: Paronellinae) // *Zool. Anz.* — 1973. — 191, № 3–4. — P. 209–218.
- Mutt J. A. M., Almodovar R. G. R., Diez I. R., Martinez F. G.* *Willowsia jacobsoni*. Effects of temperature on the embryonic development of *Willowsia jacobsoni* (Borner) (Collembola: Entomobryidae) // *Caribb. J. Sci.* — 1984. — 20, № 1–2. — P. 57–66.
- Paclt J.* *Biologie der primar flugellosen Insecten.* — Jena: Gustav Fischer, 1956. — 258 S.
- Pomorski R. J., Weichsel M.* Building behaviour in *Hymenaphorura polonica* Pomorski, 1990 (Collembola, Onychiuridae) // *Polsk. Pismo entomol.* — 1993, 62. — P. 273–276.
- Sabatini M. A., Innocenti G.* Interactions between Collembola and soil-borne cereal pathogen fungi // *Polsk. Pismo Entomol.* — 1995. — 64, Fasc. 1–4. — P. 191–197.
- Snider R.* Observation on the oviposition, egg development and fecundity of *Onychiurus* (*Onychiurus*) *folsomii* at constant temperature // *Pedobiologia*. — 1983. — 25, № 4. — P. 244–252.
- Takeda H.* A long term study of life cycles and population dynamics of *Tullbergia yosi* and *Onychiurus decemsetosus* (Collembola) in a pine forest soil // *Pedobiologia*. — 1983. — 25, № 3. — P. 175–185.
- Thibaud J.-M.* Biologie et e'cologie des Collemboles Hypogastruridae e'daphiques et cavernicoles // *Me'moires du National d'histoire naturelle (nouvelle se'rie)*. — 1970. — Se'r. A, Zool. — 61. — N 3. — P. 1–201.
- Thibaud J.-M.* Données sur l'intermue et les temperatures lethales chez quelques espe'ces d'insectes collembolen poduromorphes // *Ann. Speleol.* — 1975. — 30, № 1. — P. 187–194.
- Thibaud J.-M.* Intermue et temperatures lethales chez les insectes Collemboles Arthrople'ones. — II. Isotomidae, Entomobryidae et Tomoceridae // *Rev. Ecol. Biol. Sol.* — 1977. — 14 (2). — P. 267–278.
- Tosi L.* Possible interaction between social and feeding behaviour in *Sinella coeca* (schott) (Collembola) // *Monit. zool. ital.* — 1979. — 13, № 2–3. — P. 217–218.
- Tosi L., Parisi V., Nieder L.* Analysis of the feeding behaviour of *Sinella coeca* (Schott) (Collembola) // *Rev. Ecol. Biol. Sol.* — 1977. — 14, № 3. — P. 483–492.
- Tyszkiewicz K.* The embryogenesis of the central nervous system of *Tetradontophora bielensis* (Waga) (Collembola) // *Acta biol. cracov. Ser.zool.* — 1976. — 19, № 1–2. — P. 1–21.
- Urbasek F., Rusek J.* Activity of digestive enzymes in seven species of Collembola (Insecta: Entognatha) // *Pedobiologia*. — 1994. — 38. — P. 400–406.
- Usher M., Hider M.* Studies on populations of *Folsomia candida* (Insecta: Collembola): causes of aggregations // *Pedobiologia*. — 1975. — 15, № 4. — P. 276–283.
- Waldorf E.* Selective egg cannibalism in *Sinella curviseta* (Collembola: Entomobryidae) // *Ecology*. — 1971. — 52. — N 4. — P. 673–675.
- Waldorf E.* Grooming through the reproductive cycle in male *Sinella coeca* (Collembola, Entomobryidae) // *Psyche*. — 1975. — 82, № 3–4. — P. 359–365.
- Walsh M. I., Bolger T.* Effects of diet on the interactions between *Hypogastrura denticulata* Bagnall and *Onychiurus fuscifer* Borner in laboratory cultures // *Eur. J. Soil Biol.* — 1993. — 29. — P. 155–160.
- Walsh M. I., Bolger T.* Uptake and elimination of <sup>32</sup>P and <sup>65</sup>Zn by Collembola fed on fungi // *Polskie Pismo Entomol.* — 1995. — 64, Fasc. 1–4. — P. 413–420.