

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КОЛЛЕМБОЛ И ИХ ДИНАМИКА В СРЕДНЕТАЕЖНОМ ЕЛЬНИКЕ ЧЕРНИЧНОМ (РЕСПУБЛИКА КОМИ)

© 2010 А.А. Таскаева, М.М. Долгин

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар

Поступила 15.06.2009

В подзолистой почве ельника черничного обнаружено 53 вида коллембол. Основу фауны составляют виды семейств Isotomidae, Nenuroidae, Hurogastruridae и Onychiuridae. В опаде и моховом покрове зарегистрирована наибольшая плотность. Отмечено, что коллемболы предпочитают прикомлевые пространства. Пик их общей численности приходится на начало июля. Показано, что поверхностные формы преобладают в июне, к началу осени их обилие постепенно уменьшается. Эуэдафические виды достигают высокого уровня обилия в конце июля.

Ключевые слова: коллемболы, вертикальное и горизонтальное распределение, динамика, ельник черничный.

Ногохвостки – один из главных компонентов почвенной фауны – представляют собой объект многочисленных исследований как на уровне популяций, так и сообществ. Изучение вертикального и горизонтального распределения коллембол интересно со многих точек зрения. Оно раскрывает механизмы взаимодействия полов и образования агрегаций, позволяет оценить возможности видов в расселении по биотомам, определить долю их участия в деструкционных процессах. Многочисленными исследованиями [4, 20 и др.] показано, что их распределение тесно связано со свойствами почвенного профиля. В хвойных лесах в минеральных слоях почвы присутствует лишь очень небольшая часть населения коллембол, а свыше 85% его сосредоточено в подстилке [5, 15, 18]. В ней обнаруживается и весь видовой состав группировки, так как видов, не поднимающихся в подстилочный горизонт в те или иные сроки сезона, нет даже среди типично эуэдафических форм [9]. Поэтому обследование подстилки в хвойных лесах дает достаточно полное представление о фауне и населении коллембол.

Цель настоящей работы – выяснение особенностей размещения ногохвосток по почвенному профилю подзолистой почвы ельника черничного, их горизонтального распределения в зависимости от влияния комлей деревьев, а также динамики численности в течение летнего периода.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проводили в летний период 2001 г. на территории Ляльского лесоэкологического стационара Коми научного центра в ельнике черничном. Это основная зональная ассоциация типа зеленомошных ельников, встречающихся в пределах всей таежной зоны. Возраст деревьев 70-90 лет. Отчетливо выражены травянокустарничковый и моховой ярусы, которые в структурном отношении довольно однородны.

Таскаева Анастасия Анатольевна, научный сотрудник, taskaeva@ib.komisc.ru; *Долгин Модест Михайлович*, заведующий отделом экологии животных, mdolgin@ib.komisc.ru

Микрорельеф биогенный, выражен опавшими деревьями, старыми пнями. Почва исследуемого ельника подзолистая. Подстилка мощностью 5 см состоит из слабо перегнивших трав, хвои, мха. Почвообразующие породы подзолистых почв представлены моренными суглинками, неоднородными по гранулометрическому составу. В органогенном горизонте A_0 , который представляет собой грубогумусную среднеразложившуюся часть подстилки, накапливаются биофильные элементы – окислы кальция, железа, фосфора, калия, марганца [1].

Взятие проб осуществляли в 20-кратной повторности ежемесячно (через 2 недели) по методу, разработанному Н.М. Черновой [12], с учетом закономерностей распределения микроартропод в лесной подстилке. Пробы брали на всю глубину подстилки с разделением ее на два слоя: верхний (A_0') – опад и моховой покров (0-3 см), нижний (A_0'') – ферментативный слой подстилки, вместе с которым захватывалась часть верхнего минерального слоя почвы (4-6 см). Всего было отобрано 240 проб и определено 19 963 экземпляра коллембол.

При анализе полученных результатов вычисляли среднюю плотность коллембол (N , экз./м²) и относительное обилие (P , %) видов [8]. При оценке спектра жизненных форм коллембол, отражающих диапазон экологических ниш и освоенность ярусов, руководствовались работой С.К. Стебаевой [10]. Данные по температуре воздуха и количеству осадков взяты из центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды Республики Коми.

РЕЗУЛЬТАТЫ

К настоящему времени в данном еловом лесу выявлено 53 вида коллембол. Ранее при изучении микростационального распределения ногохвосток в подстилке ельника черничного было зарегистрировано только 29 видов [11]. Сравнивая полученные нами данные с результатами других исследователей в еловых лесах таежной зоны европейского Северо-Востока России, можно говорить о значительном видовом богатстве коллембол данного биогеоценоза. Например, в ельнике чернич-

ном Архангельской области за один год работы было обнаружено 22 вида коллембол [3], за два года – 36 [6]. В ельниках зеленомошно-черничных в окрестностях г. Петрозаводска и в Печоро-Ильчском заповеднике зарегистрировано от 28 до 33 видов ногохвосток [7]. Основу фауны составляют виды семейств Isotomidae, Nenuroidae, Hypogastruridae и Onychiuridae.

В комплексе коллембол в исследуемом нами ельнике представлен весь спектр основных жизненных форм. Наиболее велика доля верхнепочвенных видов – 41.9% от общей численности. Относительное обилие полупочвенных видов (нижнеподстильные и подстильно-почвенные) составляет 32.9%. Наименее обильны представители двух крайних жизненных форм – глубокопочвенной и кортициальной (1.5 и 8.9% соответственно). На долю верхнеподстильных видов и атмобионтов приходится 14.8%. Видовое разнообразие в ряду жизненных форм убывает от верхнеподстильной группы (30) к глубокопочвенной (4), что отмечается многими авторами [2, 5, 13]. Миграционные возможности поверхностных видов в глубину почвенного профиля ограничены и, в первую очередь, связаны с быстрым уменьшением вглубь размеров почвенных пор.

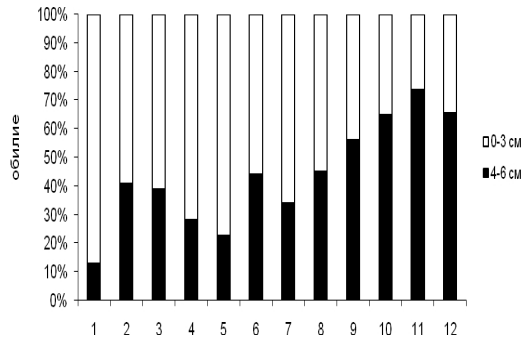


Рис. 1. Вертикальное распределение массовых видов коллембол в лесной подстилке ельника черничного: 1 – *Xenylla brevicauda*, 2 – *Pseudachorutes dubius*, 3 – *Folsomia quadrioculata*, 4 – *Entomobrya nivalis*, 5 – *Lepidocyrtus lignorum*, 6 – *Parisotoma notabilis*, 7 – *Desoria hiemalis*, 8 – *Isotoma viridis*, 9 – *Xenyllodes armatus*, 10 – *Supraphorura furcifera*, 11 – *Protaphorura boedvarssoni*, 12 – *Isotomiella minor*

Вертикальное распределение коллембол. В опаде и моховом покрове (0-3 см) средняя плотность ногохвосток составляет 39.6 тыс. экз./м². В ферментативном слое подстилки (4-6 см) плотность населения коллембол сокращается практически в 3 раза (12.9 тыс. экз./м²). В поверхностном слое отмечено 49 видов коллембол, среди которых 7 видов (*X. brevicauda*, *C. denticulata*, *W. buski*, *S. aquaticus*, *A. fusca*, *L. lubbocki*, *Capraneia* sp.) найдено только здесь. Массовыми видами являются *D. hiemalis*, *F. quadrioculata*, *E. nivalis*, *E. marginata*, *S. pumilis* и другие. Абсолютными доминантами в этом слое оказались *X. brevicauda* и *L. lignorum* (рис. 1).

В ферментативном слое подстилки обнаружено 45 видов ногохвосток. Этот слой подстилки

предпочитают *I. minor*, *S. furcifera*, *P. boedvarssoni*, *M. macrochaeta*, *M. absoloni*. Такие виды, как *X. armatus*, *P. dubius*, *Pseudachorutes* sp., *E. reticulata*, *P. notabilis*, *P. ekmani*, *F. palaeartica*, распределены равномерно. Среди обнаруженных в ельнике черничном массовых видов большинство характеризуется широким распространением и эврибионтностью.

Таблица 1. Горизонтальное распределение коллембол в подстилке (в % от общего обилия вида) при упорядоченном отборе образцов

Вид	Расположение подстилки		
	А	Б	В
<i>Xenylla brevicauda</i>	100	–	–
<i>Mesaphorura krausbaueri</i>	45	47	8
<i>M. macrochaeta</i>	37	40	23
<i>Micraphorura absoloni</i>	54	38	8
<i>Protaphorura boedvarssoni</i>	47	35	18
<i>Supraphorura furcifera</i>	42	36	22
<i>Hypogastrura lapponica</i>	81	15	4
<i>Willemia anophthalma</i>	16	21	63
<i>Xenyllodes armatus</i>	34	47	19
<i>Neanura muscorum</i>	26	50	24
<i>Endonura reticulata</i>	56	33	11
<i>Pseudachorutes dubius</i>	96	2	2
<i>Pseudachorutes</i> sp.	74	21	5
<i>Micranurida pygmaea</i>	8	81	11
<i>Anurophorus laricis</i>	100	–	–
<i>A. palaearticus</i>	33	67	–
<i>Desoria blekeni</i>	57	30	13
<i>D. hiemalis</i>	38	54	8
<i>Folsomia manolachei</i>	53	33	14
<i>Folsomia palaeartica</i>	44	37	19
<i>F. quadrioculata</i>	42	35	23
<i>Isotoma viridis</i>	35	52	13
<i>Isotomiella minor</i>	31	39	30
<i>Parisotoma ekmani</i>	4	52	44
<i>P. notabilis</i>	35	37	28
<i>Entomobrya nivalis</i>	58	28	14
<i>E. marginata</i>	74	24	2
<i>Orchesella flavescens</i>	47	38	15
<i>Lepidocyrtus lignorum</i>	46	38	16
<i>Sphaeridia pumilis</i>	12	55	33
<i>Arrhopalites principalis</i>	20	45	35
<i>A. secundarius</i>	37	50	13
<i>Arrhopalites</i> sp.	12	69	19
Среднее	42	36	22

Примечание: «–» вид не встречается в данной зоне. А – у комля дерева; Б – В середине проекции кроны; В – На границе проекции крон

Горизонтальное распределение коллембол. В наших исследованиях при взятии проб в наиболее отличающихся по населению ногохвосток зонах между стволами, а именно – у комлей, в середине проекции крон и под линией смыкания крон были получены следующие показатели обилия видов (табл. 1).

Горизонтальное размещение ногохвосток в исследуемом ельнике характеризуется приуроченностью основной части группировки к прикомлевым участкам, отличающимся в ельниках большой толщиной подстилки. Виды *X. brevicauda*, *A. laricis* нами зарегистрированы только здесь; высокого уровня обилия достигают такие виды как *H. lapponica*, *P. dubius*, *Pseudachorutes* sp., *E. reticulata*, *E. nivalis*, *E. marginata* и др. В середине проекций крон концентрируются *N. muscorum*, *M. pygmaea*, *A. palaearticus*, *D. hiemalis*, *I. viridis*, *S. pumilis*, *Ar-*

rhopalites sp., на границе смыкания крон – *W. anophthalma*. Наиболее четко закономерности распределения прослеживаются у видов, относящихся к одной жизненной форме и, следовательно, приуроченных к одинаковым генетическим слоям подстилки. Например, два близких вида *N. muscorum* и *E. reticulata* проявляют различный характер распределения. Если первый тяготеет к середине подкоронового пространства, с примерно одинаковым распределением у комлей деревьев и под границами крон, то второй – к прикомлевому участку (табл. 1).

Сезонная динамика структуры населения коллембол. Пик общей численности ногохвосток приходится на начало июля (табл. 2). В середине июля, когда температура воздуха достигает максимума, а осадки минимальны, их численность начинает падать и достигает минимума во второй половине августа.

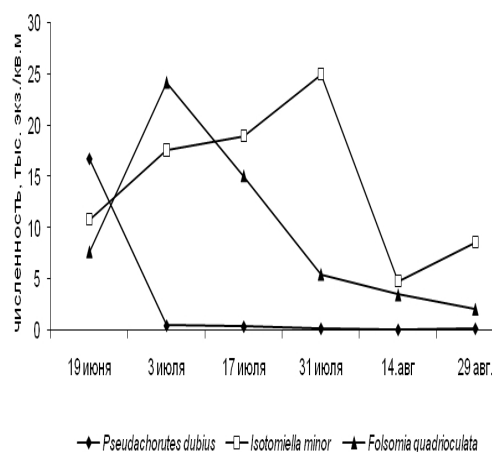
Ядро комплекса коллембол формируют четыре вида, среди которых *I. minor* и *F. quadrioculata* являются постоянными доминантами, остальные 2 вида – *X. armatus*, *P. dubius* – лишь временными. Общее их обилие составляет 41.3%. Группа субдоминантов еще менее постоянна по составу. Три вида – *S. furcifera*, *P. boedvarssoni* и *P. notabilis* – входят в нее на протяжении всего сезона, остальные три – *X. brevicauda*, *D. hiemalis*, *I. viridis* – лишь временно и численность их колеблется. В комплексе ногохвосток выделяется также группа видов (*F. manolachei*, *E. reticulata*, *N. muscorum*, *S. pumilis*, *D. blekeni*, *L. lignorum* и *E. marginata*), которые в течение всего сезона не входят в число доминирующих или субдоминирующих, но могут занимать это положение в отдельные сроки учета. На долю малочисленных видов приходится около 39%, что также играет существенную роль. Таким образом, в группе малочисленных видов, характеризующихся отдельными нерегулярными и кратковременными подъемами численности, существует непрерывный ряд переходных по обилию форм. Целый ряд видов никогда не достигает более или менее заметного уровня численности в группировке. Подобная видовая структура с экологической точки зрения свойственна устойчивым группировкам.

Таблица 2. Температура воздуха, количество осадков и численность коллембол за VI-VIII 2001 г.

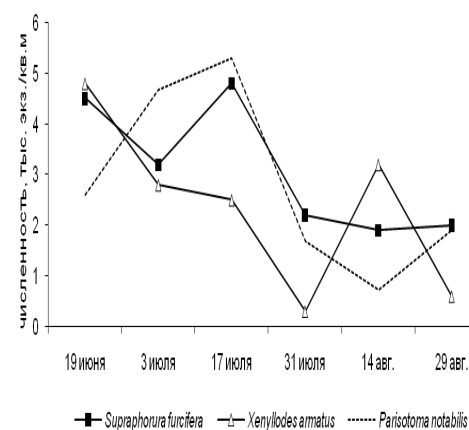
Показатели	Сроки учета					
	19.06	3.07	17.07	31.07	14.08	29.08
температура воздуха, °С	14.5	13.8	21.5	16.7	14.6	8.8
осадки, мм	5	22	10	40	64	16
численность, тыс. экз./м ²	37.2 ± 8.6	86.1 ± 8.3	70.6 ± 7.9	44.7 ± 6.7	19.6 ± 3.3	19.8 ± 2.1

Плотность популяций отдельных видов коллембол в разные сроки различна. 19 июня наибольшая численность коллембол отмечена для поверхностно обитающих форм (*P. dubius*, *X. brevicauda*, *D. hiemalis*). В начале июля наблюдается относительно высокая плотность популяций ге-

миэдафических видов: *E. reticulata*, *F. palaeartica*, *F. quadrioculata*. В этот же период зарегистрировано и наибольшее видовое разнообразие ногохвосток (40 видов). В конце июля доминирует почвенный вид *I. minor*, который, по-видимому, наращивает свою численность к осени (рис. 2А). Некоторые виды имеют несколько пиков численности. Так, *P. notabilis*, широко распространенный по всей Голарктике, достигает максимума, по нашим данным, в середине июля и вновь увеличивает свою численность к осени (рис. 2Б). Другой полупочвенный вид *X. armatus* имеет максимум численности в начале лета и в середине августа. Среди эуэдафических видов выделяются *S. furcifera* и *P. boedvarssoni*. Максимум их численности – в июне и середине июля.



А



Б

Рис. 2. Динамика численности массовых видов коллембол в ельнике черничном в 2001 г.

Такие же закономерности показаны и для распределения жизненных форм. Отмечено, что максимальное обилие верхнеподстилочных видов коллембол сосредоточено в опаде и приходится на начало лета с постепенным их уменьшением к осени. Для геми- и эуэдафических форм характерно два пика. Так, полупочвенные виды преобладают в начале июля в ферментативном слое подстилки, а в середине августа (14 августа) встречены преимущественно в опаде. Виды, относящиеся к эуэдафической жизненной форме,

имеют численное преимущество на протяжении всего вегетационного периода, особенно в ферментативном слое подстилки и достигают своего максимума в конце июля и в конце августа (рис. 3).

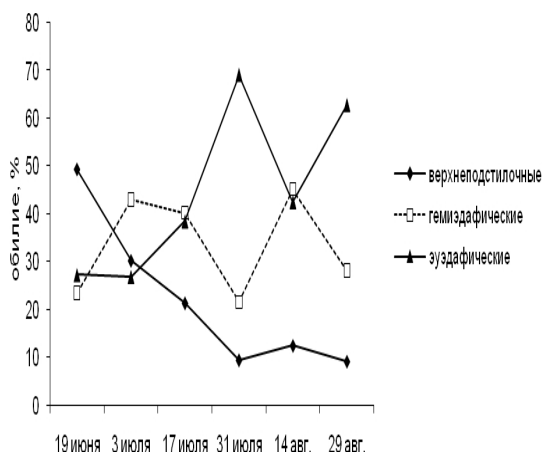


Рис. 3. Динамика обилия жизненных форм коллембол в ельнике черничном в 2001 г.

Таблица 3. Вертикальное распределение коллембол по слоям (обилие, %): у комля дерева, в середине проекции крон и на границе проекции крон

Слой поч-вы, см	Сроки отбора					
	19.06	3.07	17.07	31.07	14.08	29.08
У комля дерева						
0-3	30.2	27.8	13.1	14.0	25.0	15.9
4-6	21.5	31.2	12.3	17.5	21.3	27.9
В середине проекции крон						
0-3	11.8	23.3	15.5	23.7	24.5	15.7
4-6	17.5	8.1	38.9	16.7	13.0	14.3
На границе проекции крон						
0-3	11.9	7.6	9.8	10.9	13.7	22.7
4-6	7.1	2.0	10.4	17.2	2.5	3.5

Таким образом, поверхностно обитающие виды наиболее обильны в опаде и моховом покрове, хотя в холодное время года некоторые из них могут мигрировать вглубь. Полупочвенные виды распределены равномерно, но встречаются преимущественно в опаде. Почвенные виды заселяют главным образом ферментативный горизонт и обладают наибольшим размахом вертикальных миграций. Этим объясняется нахождение некоторых почвенных видов в верхнем горизонте.

Прослеживая связь между характером вертикального распределения ногохвосток и сезонными изменениями их численности, можно отметить следующее. Наиболее резкие колебания обилия ногохвосток отмечены в ферментативном слое подстилки на границе проекции крон (в 8 раз) и в середине проекции крон (в 5 раз). В опаде и моховом покрове оно варьирует незначительно

(табл. 3). Следует отметить, что в середине и в конце июля население коллембол, главным образом, сосредоточено в середине проекции крон.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследуемый нами ельник черничный отличается по численности коллембол, но схож по набору видов с ельником Архангельской области [3, 6]. В ельнике черничном Архангельской области численность в среднем в 2-5 раз ниже (8.4-24.3 тыс. экз./м²), чем в таковом Республики Коми (19.6-86.1 тыс. экз./м²). Ведущим видом в сравниваемых ельниках оказался *I. minor* – обычный в разных типах леса – во мху, подстилке, почве, в моховом покрове болот. Еще К. Форссунд [17] выделял этот вид как ведущую форму для почв хвойных чернично-брусничных и папоротниковых лесов Северной Швеции.

В почвенно-зоологических исследованиях [16] для дерново-подзолистых почв отмечают сосредоточение микроартропод в подстилке и верхнем 5-сантиметровом слое. По нашим данным, население коллембол может сосредотачиваться в разных горизонтах почвенного профиля: в опаде и моховом покрове и в ферментативном горизонте подстилки. Однако, по данным разных авторов [13, 21], вертикальное распределение одних и тех же видов коллембол относительно друг друга во всех случаях довольно сходно.

Из литературы известно, что в сухие периоды все виды концентрируются на участках с более стабильным режимом, какими являются прежде всего прикомлевые пространства. Эти участки становятся, таким образом, своеобразными «станциями переживания» ногохвосток [14]. Наши результаты подтверждают эти данные. Показано, что наибольшее скопление коллембол сосредоточено у оснований деревьев с постепенным их уменьшением в почве между деревьями.

К настоящему времени накопилось много данных о динамике численности коллембол и при их сравнении часто обнаруживаются некоторые несоответствия или даже противоречия между результатами отдельных исследований. Нами отмечен максимум численности в начале лета. Дальнейшее повышение температуры воздуха и уменьшение количества осадков вызывает снижение численности коллембол, что хорошо согласуется с данными литературы [2]. Высокие температуры, ограничивая размножение ногохвосток, снижают их численность [19]. Сезонная динамика различается не только у разных видов, но и у одних и тех же видов в пределах различных биоценозов и в разные годы. Факторами, оказывающие сильное влияние на динамику коллембол, считают погодные условия (температура, осадки), процесс разложения и поступления растительных остатков, влажность почвы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в ельнике черничном нами зарегистрировано 53 вида ногохвосток. Население коллембол в целом характеризуется высоким

уровнем общей численности и видового разнообразия, наличием всех жизненных форм. Наибольшей устойчивостью сезонной динамики и относительным обилием характеризуются виды, относящиеся к эуэдафической жизненной форме. Численность коллембол в опаде и моховом покрове в среднем в 3 раза выше, чем в ферментативном горизонте подстилки. Основная часть группировки коллембол приурочена к прикомлевым участкам, отличающимся большей толщиной подстилки. Наибольшая численность коллембол отмечена в начале июля с постепенным ее снижением к осени. Поверхностные виды преобладают в июне, эуэдафические – в конце июля.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность М.Б. Потапову за помощь в определении видового состава коллембол.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера. СПб.: Наука, 2001. С. 7-30.
2. Борисов А.И. Видовой состав и сезонная динамика численности Collembola в ельнике-кисличнике // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 4. С. 501-511.
3. Бызова Ю.Б. Фауна почвенных ногохвосток и клещей севера средневропейской тайги // Pedobiologia. 1964. Bd. 3. S. 286-303.
4. Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965. 278 с.
5. Кузнецова Н.А. Распределение коллембол (Collembola) по генетическим слоям подстилки в ельнике зеленомошно-волосистоосоковом // Фауна и экология почвенных беспозвоночных Московской области. М.: Наука, 1983. С. 5-11.
6. Кузнецова Н.А. Группировки коллембол в экологическом ряду ельников юга Архангельской области // Фауна и экология ногохвосток. М.: Наука, 1984. С. 68-77.
7. Кузнецова Н.А. Типы населения коллембол в хвойных лесах европейской части СССР // Экология микроартропод лесных почв. М.: Наука, 1988. С. 24-52.
8. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа и фаунистических исследований. М.: Наука, 1982. 287 с.
9. Солнцева Е.Л. Сравнительные данные по видовому составу и численности коллембол в двух типах ельников // Защита леса от вредных насекомых. М.: Наука, 1964. С. 119-123.
10. Стебаева С.К. Жизненные формы ногохвосток (Collembola) // Зоол. журн. 1970. Т. 49, вып. 10. С. 1437-1455.
11. Таскаева А.А., Долгин М.М. Микростациональное распределение коллембол в еловых лесах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т.113, вып. 5. С. 16-22.
12. Чернова Н.М. Распределение панцирных клещей в лесной подстилке // Материалы II акарол. совещ. Киев: Наук. думка, 1970. Ч. 2. С. 203-204.
13. Чернова Н.М. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М.: Наука, 1977. 200 с.
14. Чернова Н.М. Принципы количественного анализа населения коллембол // Фауна и экология ногохвосток. М.: Наука. 1984. С. 29-43.
15. Чернова Н.М., Злобина И.И., Солнцева Е.Л. Вертикальное распределение панцирных клещей и коллембол в темно-серой лесной почве под дубравой // Экология. 1973, вып. 2. С. 66-73.
16. Чернова Н.М., Чугунова М.Н. Анализ пространственного распределения почвообитающих микроартропод в пределах одной растительной ассоциации // Pedobiologia. 1967. Bd. 7, № 1. S. 67-87.
17. Forsslund K.-H. Die Tierwelt der Nordschwedischen Waldböden // Meddel. Fren statens Skogsfrsusanstalt. 1944. H. 31, № 1. S. 281.
18. Hagvar S. Collembola in Norwegian coniferous forest soils. 2. Vertical distribution // Pedobiologia. 1983. Bd. 25, № 6. S. 383-401.
19. Marshall V.G., Kevan D.K. Preliminary observation on the biology of *Folsomia candida* Willem, 1902 // Canad. Entomol. 1962. Vol. 94, № 6. P. 575-586.
20. Takeda H. Ecological studies of collembolan populations in a pine forest soil. 2. Vertical distribution of Collembola // Pedobiologia. 1978. Bd. 18, № 1. S. 22-30.
21. Usher M.B. Seasonal and vertical distribution of a population of soil arthropods: Collembola // Pedobiologia. 1970. Bd. 10. S. 224-236.

SPATIAL DISTRIBUTION OF COLLEMBOLA AND THEIR DYNAMICS IN BILBERRY SPRUCE FOREST IN THE MIDDLE TAIGA (KOMI REPUBLIC)

© 2010 A. Taskaeva, M. Dolgin

Institute of biology, Komi Scientific Centre, Ural Division, Russian Academy of Sciences

In podzol soil of bilberry spruce 53 species of collembola are registered. Species of families Isotomidae, Nenuroidae, Hypogastruridae and Onychiuridae prevail in a fauna. In litter and moss cover there is the highest density. It is noticed, that collembola communities prefer parcels near trees. Peak of their density is revealed in the beginning of July. It is shown that epedaphic species dominate in June, but to the beginning of autumn their abundance is decreased. Euedaphic species rich high level of abundance at the end of July.

Key words: collembola, vertical and horizontal distribution, dynamics, bilberry spruce.