

На правах рукописи

КАМАЕВ Илья Олегович

**НАСЕЛЕНИЕ ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ
ГРАДИЕНТАХ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ
ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ**

03.02.08 – экология
(биологические науки)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2012

Работа выполнена в УРАН Центре по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН

Научный руководитель: кандидат биологических наук, доцент
Леонид Борисович Рыбалов
УРАН Институт проблем экологии и
эволюции им. А.Н.Северцова РАН

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Андрей Артурович Сирин
УРАН Институт лесоведения РАН

кандидат биологических наук
Татьяна Владимировна Питеркина
УРАН Институт проблем экологии и
эволюции им. А.Н.Северцова РАН

Ведущая организация: УРАН Институт биологии
Коми НЦ УрО РАН

Защита состоится 24 января 2012 г. в 14 часов на заседании Совета Д 002.213.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора и кандидата биологических наук в УРАН Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071 Москва, Ленинский проспект, 33.

Тел./факс. (495) 952 35 84, www.sevin.ru, e-mail: admin@sevin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения Биологических Наук РАН по адресу: 119071 Москва, Ленинский проспект, 33.

Автореферат разослан 23 декабря 2011 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат биологических наук

Е.А. Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. Почвенная мезофауна (мезопедобионты) является важнейшим компонентом наземных экосистем, регулирующим процессы почвообразования и биогеохимические циклы. Население почвенной мезофауны Восточной Фенноскандии по сравнению с другими территориями бореальной зоны характеризуется низкими показателями таксономического разнообразия и обилия (Козловская и др., 1978; Рыбалов, 2011). С почвенно-зоологической точки зрения в северотаежной подзоне Восточной Фенноскандии сравнительно подробно изучены зональные плакорные сообщества (ельники и сосняки) Костомукшского заповедника и равнинной части Кольского полуострова (Рыбалов, 2001, 2002; Зенкова и др., 2011). Многолетние исследования почвенной мезофауны проводились в различных типах лесной и береговой растительности на островах Белого моря, где также было изучено пространственное размещение почвенных беспозвоночных в зональных ельниках и сосняках (Бызова и др., 1986; Покаржевский и др., 2007). Имеются сведения о мезопедобионтах в биогеоценозах Хибинского горного массива (Россолимо, 1989; Рыбалов, 2006; Зенкова и др., 2011). Однако закономерности смены комплексов населения почвенной мезофауны в градиентах природных факторов среды в северной тайге Восточной Фенноскандии остались практически не изучены. Последнее является актуальным для исследований воздействия глобальных климатических изменений на экосистемы высоких широт (продвижение границы леса, динамика болотообразовательных процессов и др.).

Разнообразие условий и типов биогеоценозов является следствием фрагментации рельефа. Неоднородный мезорельеф обуславливает перераспределение факторов среды, прежде всего, влаги и тепла, приводя к образованию экологических градиентов. Градиент увлажнения почв формируется в результате широкого распространения процессов заболачивания в бореальной зоне (Вомперский, 1994). Неоднородный ландшафт речных долин ведет к образованию геохимических градиентов или катен, а их бассейны

рассматриваются в качестве элементарных пространственно-функциональных природных комплексов (Методические подходы..., 2010).

Градиентный подход в синэкологических исследованиях позволяет исследовать распределение мезопедобионтов в мезорельефе, выявлять связи между мезофауной, почвами и растительностью. Значительный интерес представляет исследование этих связей на разных пространственных уровнях: ландшафт, биогеоценоз и тессера (Захаров и др., 1989; Стриганова, 1994; Стриганова, Порядина, 2005; Орлова и др., 2011).

Удобной модельной группой служат пауки, поскольку в северной тайге *Aganet* характеризуются сравнительно высокими показателями разнообразия и обилия по сравнению с остальными группами почвенной мезофауны. Кроме того, в Восточной Фенноскандии фауна и экология данной группы изучены слабо. Все вышеизложенное определило цель настоящего исследования.

Цель – изучить структурно-функциональную организацию (СФО) населения почвенной мезофауны в экологических градиентах северной тайги Восточной Фенноскандии.

Задачи:

- Изучить СФО населения почвенной мезофауны в градиенте увлажнения почв.
- Изучить СФО населения почвенной мезофауны в геохимическом градиенте.
- Изучить СФО населения почвенной мезофауны в высотном градиенте.
- Исследовать связи мозаики почвенной мезофауны и почвенно-растительного покрова на разных пространственных уровнях (ландшафт, биогеоценоз, тессера).
- Изучить население пауков в каждом экологических градиенте.

Новизна. Показана связь структуры населения почвенной мезофауны с элементами мезорельефа в северной тайге Восточной Фенноскандии. Исследовано ранее не изученное население почвенной мезофауны семи интразональных типов биогеоценозов, формирующихся в градиентах

увлажнения почв, высотном градиенте и катене малой реки (геохимическом градиенте) северной тайги Восточной Фенноскандии. Важнейшей особенностью ельников сфагновых и олиготрофных болот по сравнению с сообществами зональных ельников является низкое обилие и разнообразие населения мезофауны с преобладанием пауков, что связано с изменением гидротермического режима и кислотности почв. Напротив, в пойменных сообществах (луг разнотравный, березняк долгомошный) преобладают дождевые черви. В аллювиальных почвах ельника мелкотравного выявлены комплексы мезофауны зональных плакорных и пойменных сообществ.

Показано, что формирование зоогенного гумусово-аккумулятивного горизонта почв ельников кустарничково-зеленомошных и березняков разнотравных Хибинских гор связано с деятельностью дождевых червей. Лимитирующим фактором распространения видов дождевых червей в высотном градиенте Хибин является промерзание почв зимой.

Установлено, что в экотонах северной тайги Восточной Фенноскандии показатели обилия и разнообразия почвенной мезофауны варьируют в широких пределах и являются нестабильными. Краевой эффект, выраженный в резком увеличении видового разнообразия и обилия, для почвенной мезофауны не выявлен, что связано с низким таксономическим разнообразием мезонаселения.

Изучены фауна и население пауков в экологических градиентах российского сектора Восточной Фенноскандии. Выявлено, что фауна Кольского п-ова представлена 228 видами, а Костомукшского заповедника – 158 видами. Обнаружен новый вид паука для фауны России и Фенноскандии. Показано, что высокая численность и разнообразие мелких почвообитающих пауков семейства *Linyphiidae* обусловлены наличием обитаемого пространства в подстилке из грубого типа гумуса и напочвенном покрове из зеленых мхов.

Теоретическое и практическое значение работы. Результаты работы могут быть использованы при составлении баз данных по фауне и кадастров беспозвоночных, определении статуса охраняемых территорий, сукцессионного

статуса лесных биогеоценозов, для мониторинговых исследований ненарушенных биогеоценозов северной тайги Восточной Фенноскандии.

Структура работы. Работа состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, списка литературы, приложений. Диссертация изложена на 240 страницах и включает 58 рисунков и 34 таблиц. Список литературы включает 102 источника на русском и 73 работы на иностранном языках.

Апробация работы. Материалы работы были представлены на XV и XVI Всероссийских совещаниях по почвенной зоологии (Москва, 2008, Ростов-на-Дону, 2011), на Международной конференции «Лесное почвоведение» (Петрозаводск, 2009), на Всероссийской конференции «Биогеография почв» (Москва, 2009), Международной конференции «Boreal Forests in a Changing World» (Красноярск, 2011), Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов» (Москва, МГУ, 2010) и др.

Публикации. Результаты работы изложены в 11 печатных изданиях, из них четыре статьи из перечня ВАК и одна статья коллективной монографии.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность к.б.н., доц. Л.Б.Рыбалову и д.б.н., проф. Н.В. Лукиной за помощь в организации и проведении настоящего исследования, чл.-корр. РАН Б.Р. Стригановой за обсуждение данной работы, к.б.н. А.В. Танасевичу за консультации и помощь в определении материала, В.Б. Семенову за определение жуков семейства Staphylinidae, Т.Г. Замятиной и сотрудникам ГПЗ «Костомукшский» за помощь в сборе материала. Автор благодарит коллектив лаборатории наземных экосистем ИППЭС КНЦ РАН за выполнение химико-аналитических исследований.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ.

Глава 1. Почвенная мезофауна лесных экосистем бореальной зоны.

Рассмотрены основные функции почвенной мезофауны и их влияние на биотические компоненты экосистем. Проведена сравнительная характеристика

населения почвенной мезофауны бореальной зоны Северной Евразии и Восточной Фенноскандии.

Глава 2. Средообразующие факторы. Район, объекты и методы исследований. Восточная Фенноскандия (Кольский полуостров, территория Финляндии и Карелии) расположена на Балтийском кристаллическом щите. В голоцене данная территория неоднократно покрывалась ледниками. В целом, климат региона благодаря влиянию Гольфстрима мягкий, влажный.

Почвенно-зоологические исследования проводили в 2005-2010 гг. в двух различных ландшафтах Восточной Фенноскандии: озерно-ледниковом (ГПЗ «Костомукшский», северо-западная Карелия) и горном (Хибины, Мурманская область). Исследованы наиболее распространенные зональные и интразональные (болотные, пойменные и горные) типы биогеоценозов. Их краткая характеристика приведена в табл.1.

Озерно-ледниковый ландшафт Костомукшского заповедника. Преобладают четвертичные отложения (морены, флювиогляциальные пески). Торфяные отложения составляют 20% территории (Федорец и др., 2009). Водоемы заповедника относятся к бассейну реки Каменной. Из древесных видов растений преобладают сосна (84%) и ель (15%), как следствие влияния периодических пожаров (Громцев, 2009).

Горный ландшафт Хибин. Высотный градиент вдоль северо-восточного склона г. Вудьврчорр. Здесь представлены все высотные пояса и основные типы растительности Хибин, из почв преобладают подбуры и подзолы (Мохообразные..., 2001). Биогеоценозы развиваются на наиболее распространенных в Хибинах почвообразующих породах с участием нефелиновых сеянитов. Исследования проводили в двух тундровых сообществах, березовом криволесье и двух типах горных лесов.

Почвенную мезофауну собирали методом ручной разборки почвенных проб размером 25x25 см по 8-16 проб в каждом биогеоценозе с учетом микро мозаичной организации (межкроновая и подкроновая тессеры) (Гиляров,

1975). Для фаунистических сборов применяли почвенные ловушки и просеивание подстилки с помощью колонки почвенных сит и сифтера. Всего разобрано 488 проб, отработано 7000 ловушко-суток.

Табл. 1. Характеристика биогеоценозов в градиентах факторов среды

градиент увлажнения почв					
<i>мезотрофное болото-лес</i>					
Тип БГЦ (обозначение)	сосново-еловый вахтово-сфагновый лес (Свс)		ельник кустарничково-сфагновый (Екс)	ельник кустарничково-зеленомошный (Екз)	
Тип почв	торфяная переходная		торфяно-подзол	подзол иллювиально-железистый	
УГВ, см	15-20		25-40	70-90	
<i>олиготрофное болото-лес</i>					
Тип БГЦ (обозначение)	пушицево-кассандрово-андромедовое сообщество (Об)		елово-сосновый кустарничково-сфагновый лес (Ос)	сосняк кустарничково-зеленомошный (Скз)	
Тип почв	торфяная олиготрофная		торфяная олиготрофная	подзол иллювиально-железистый	
УГВ, см	15-20		25-30	н.о.	
катена малой реки					
Группа БГЦ	пойменные			внепойменные	
Тип БГЦ (обозначение)	луг разнотравный (Лз)	березняк долгомошный (Бп)	ельник мелкоотравный (Ем)	ельник кустарничково-зеленомошный (Екз)	сосняк кустарничково-зеленомошный (Скз)
Тип почв	аллювиальные дерновые	аллювиальные дерновые	аллювиальные слоистые	подзол иллювиально-железистый	подзол иллювиально-железистый
Тип гумуса	мулль	модер-мулль	модер	модер-мор	мор
высотный градиент					
Горный пояс	тундра		лесотундра (березовое криволесье)	лес	
Тип БГЦ (обозначение)	тундра кустарничково-лишайниковая (Тл)	тундра кустарничково-зеленомошная (Тк)	березняк кустарничковый (БК)	березняк с рябиной разнотравный (БР)	ельник кустарничково-зеленомошный (Ек)
Тип почв	подбуры	подбуры	подзолы	дерново-подбуры	дерново-подзолы
Высота, м.н.у.м.	550	500	370	360	350

Примечание. БГЦ – биогеоценоз, н.о. – в пределах почвенного профиля не обнаружен, УГВ – уровень грунтовых вод, м.н.у.м. – метры над уровнем.

Для характеристики температурного режима почв в каждом местообитании измеряли минимальные и максимальные температуры поверхности и верхних обитаемых органогенных горизонтов почвы термометрами ТМ–1 и ТМ–2,

температуру почв в момент взятия почвенных проб. В 2009 г. в отдельных биогеоценозах устанавливали логгеры сроком на один год.

Образцы почвы для химического анализа отбирали одновременно со взятием почвенно-зоологических проб в трехкратной повторности с учетом мозаичности почвенно-растительного покрова. Химический анализ почв проводили на базе лаборатории наземных экосистем ИППЭС КНЦ РАН.

Полученные результаты были обработаны методами математической статистики с помощью программного обеспечения Statistica и PAST. Значимость различий определяли с помощью непараметрического дисперсионного анализа. Корреляцию рассчитывали с помощью критерия Спирмена. Ординацию биогеоценозов проводили методом главных компонент (РСА) и каноническим анализом соответствий (ССА).

Глава 3. Население почвенной мезофауны в градиенте увлажнения почв (лес-болото). В бореальной зоне болотные биогеоценозы составляют до 40% от общей площади, запасая органическое вещество в виде торфа и оказывая влияние на регулирование цикла углерода и гидрологический режим территорий (Боч, Мазинг, 1979; Вомперский, 1994). Ранее исследования почвенной мезофауны в градиенте увлажнения почв биогеоценозов лес-болото северной тайги Восточной Фенноскандии не проводились.

3.1. Мезотрофное болото-лес. В переувлажненных почвах сосново-елового вахтово-сфагнового леса обнаружено 24 вида пауков, 14 видов Staphylinidae, 3 вида щелкунов. Численность почвенной мезофауны в данном сообществе варьирует в пределах 134-208 экз/м², биомасса – 0,4-1,6 г/м² (рис. 1). В данном типе биогеоценоза (рис. 2) преобладающими группами являются пауки (82-144 экз/м²), личинки жуков-щелкунов (10-26 экз/м²) и стафилины (8-26 экз/м²). На внутробиогеоценотическом уровне численность мезофауны выше ($F=13,40$; $p=0,002$) в еловой сфагнутой тессере по сравнению с вахтово-сфагнутой (172-208 против 96-112 экз/м², рис. 3), что обусловлено различиями в численности пауков, предпочитающих населять менее влажные местообитания.

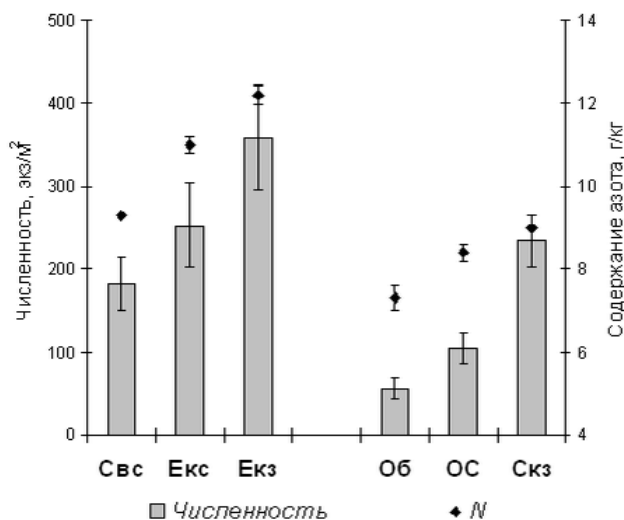


Рис. 1. Численность почвенной мезофауны и содержание азота в сообществах лес-болото в среднем за три года исследований

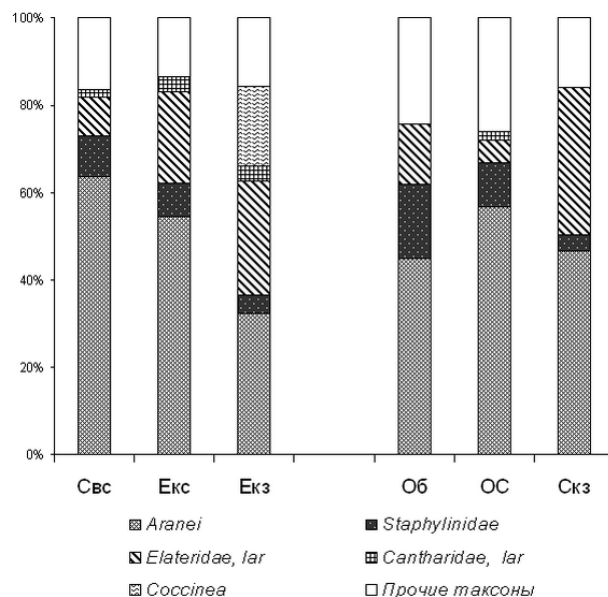


Рис. 2. Структура населения почвенной мезофауны в сообществах лес-болото в среднем за три года исследований

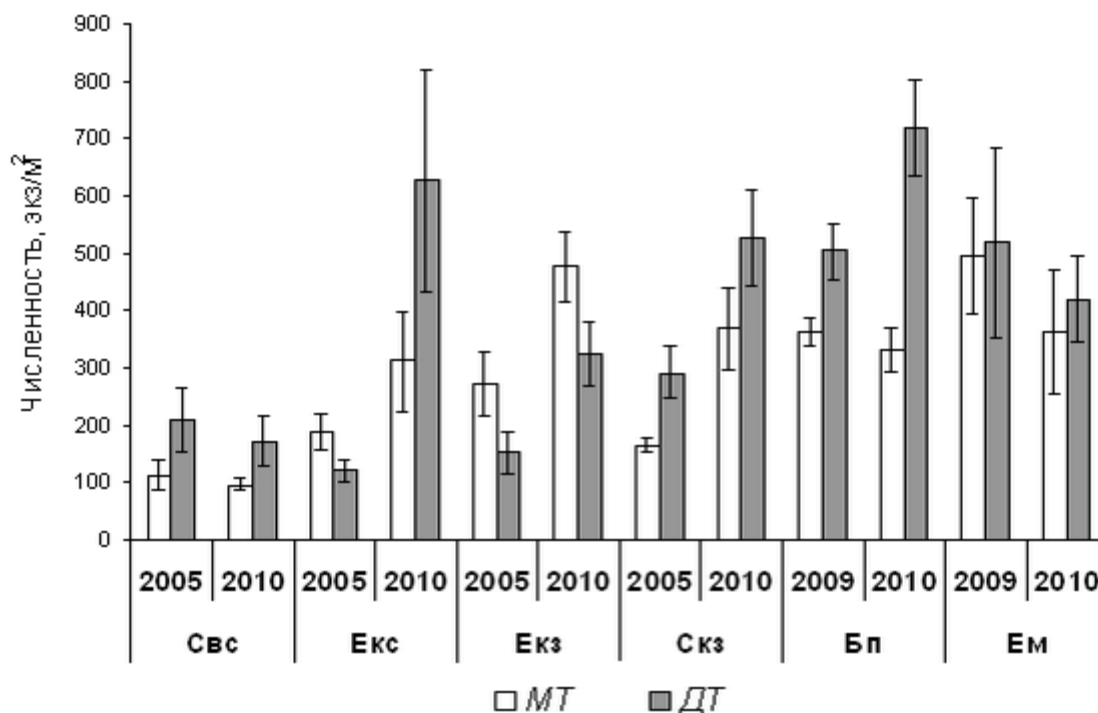


Рис. 3. Численность почвенной мезофауны в тессерах биогеоценозов озерно-ледникового ландшафта Карелии (МТ – межкрупная тессера, ДТ – древесная тессера, их названия приведены в тексте)

В ельнике кустарничково-сфагновом отмечено 29 видов *Aranei*, 23 вида *Staphylinidae*, 3 вида жуков щелкунов. Здесь общая численность мезофауны составляет 146-470 экз/м², биомасса – 0,8-2,5 г/м². Доминируют пауки (50-194 экз/м²), личинки жуков-щелкунов (28-56 экз/м²), коротконадкрылые жуки (10-

18 экз/м²). Превалирование численности почвенной мезофауны в различных типах тессер варьирует год от года. В 2005 г. данный показатель был выше в кустарничково-сфагновой тессере ($F=15,66$; $p=0,030$), а в 2010 г. в еловой ($F=3,60$; $p=0,027$), что связано с динамикой численности пауков и личинок двукрылых.

Почвенная мезофауна ельника кустарничково-зеленомошного представлена 36 видами пауков, 22 видами Staphylinidae, 3 видами жуков-щелкунов и др. Общая численность изменяется в пределах 212-588 экз/м², биомасса – 2-5 г/м². Ядро населения почвенной мезофауны составляют пауки (82-252 экз/м²), личинки жуков-щелкунов (78-98 экз/м²) и стафилины (10-76 экз/м²), кокциды (22-60 экз/м²). На внутрибиогеоценотическом уровне мезофауны численно преобладает в кустарничково-зеленомошных тессерах ($F=10,81$; $p=0,029$) по сравнению с еловыми зеленомошными (272-476 против 152-324 экз/м²), что вызвано различиями в численности пауков и личинок жуков-щелкунов.

3.2. Олиготрофное болото-лес. В пушициево-кассандрово-андромедовом сообществе обнаружено 22 вида пауков, 9 видов стафилин, 4 вида щелкунов. Численность и биомасса мезофауны крайне низкие (40-86 экз/м² и 0,2-0,4 г/м² соответственно). Доминирующими группами из числа мезофауны являются пауки (18-38 экз/м²), коротконадкрылые жуки (6-16 экз/м²) и личинки жуков-щелкунов (2-14 экз/м²).

В низкорослом сосново-еловом кустарничково-сфагновом лесу фауна крупных почвенных беспозвоночных складывается из 26 видов пауков, 14 видов стафилин, 2 видов щелкунов и др. Численность мезофауны варьирует в пределах 86-124 экз/м², биомасса – 0,7-1,1 г/м². В данном сообществе преобладают пауки (54-66 экз/м²) и коротконадкрылые жуки (4-26 экз/м²).

В сосняке кустарничково-зеленомошном отмечено 26 видов пауков, 10 видов стафилин и 3 вида жуков-щелкунов. Здесь численность мезофауны варьирует от 214 до 284 экз/м², биомасса – 1,4-2,1 г/м². Среди мезофауны доминируют пауки (82-128 экз/м²), личинки жуков щелкунов (44-106 экз/м²), в отдельные годы встречаются личинки пилильщиков и гусеницы (10 и 12 экз/м²

соответственно в 2005 г.). Численность мезофауны выше в сосновой зеленомошной тессере по сравнению с кустарничково-зеленомошной (292 и 164 экз/м² соответственно, $F=14,38$; $p=0,031$), что обусловлено предпочтением пауками древесных тессер с более мощной подстилкой (5-6 против 2-3 см).

Таким образом, в двух типах градиентов увлажнения почв прослеживается увеличение показателей общей численности и биомассы почвенной мезофауны от болотных сообществ к лесным вне зависимости от их межгодовой динамики (рис. 1). Выявлена связь обилия почвенной мезофауны с содержанием азота в обитаемых органогенных горизонтах ($r_s=0,92$).

Видовое разнообразие и обилие почвенной мезофауны в олиготрофных болотах ниже по сравнению с мезотрофными. Особенностью олиготрофных болот является отсутствие дождевых червей из-за высокой кислотности почв (рН=3,5-4,1) и выраженной динамики суточных температур (колебания дневных и ночных температур составляют 30-40°C). В мезотрофных болотах температурный режим более сглаженный (колебания температур 15-20°C), а кислотность ниже (рН=4,0-4,4).

В экотонном сообществе (ельник кустарничково-сфагновый) градиента мезотрофное болото-лес численность мезофауны в двух типах тессер изменяется год от года, а суммарный показатель варьирует в широких пределах, перекрывая диапазоны колебаний соседних сообществ, являясь, таким образом, нестабильным.

Фауна пауков сообществ лес-болото обоих типов озерно-ледникового ландшафта Костомукшского заповедника представлена 75 видами пауков, из которых *Mecynargus foveatus* (Dahl, 1912) – новый вид для России и Фенноскандии (Камаев, 2008). Выделены аранеокомплексы (рис. 4), соответствующие зональным лесным сообществам – ельнику и сосняку кустарничково-зеленомошному (подстилочные виды, с длиной тела до 5 мм: *Macrargus rufus* (Wider 1834), *Cnephalocotes obscures* (Blackwall 1834), *Maro minutes* (O. P. Cambridge 1906), *Pocadicnemus pumila* (Blackwall 1841), *Porrhomma pallidum* Jackson 1913, *Robertus scoticus* Jackson 1914, *Pelecopsis mengei* (Simon 1884),

Tapinocyba pallens (O.P.-Cambridge 1872), *Sisicus apertus* (Holm 1939), *Diplocentria bidentata* (Emerton 1882), *Centromerus arcanus* (O.P.-Cambridge 1873)), мезотрофным ельникам сфагновым (*Asthenargus paganus* (Simon 1884), *Gongylidielum latebricola* (O.P.-Cambridge 1871)) и олиготрофным болотам (герпетобионтоновые виды семейства Lycosidae с длиной тела >5 мм: *Pirata insularis* Emerton 1885, *Arctosa alpigena* (Doleschall 1852), *Pardosa agricola* (Thorell 1856), *P. riparia* (C.L.Koch 1833)).

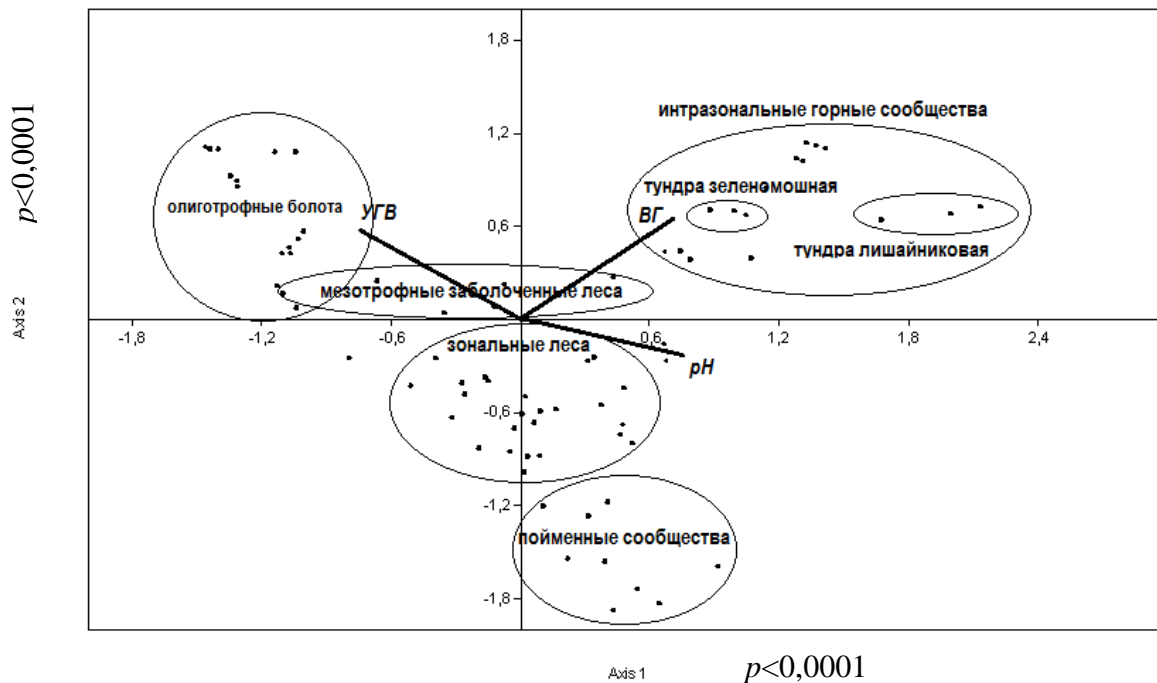


Рис. 4. Ординация сообществ пауков в биогеоценозах северной тайги Восточной Фенноскандии методом ССА. Обозначения факторов: *УГВ* – градиент увлажнения почв; *ВГ* – высота над у.м.; *pH* – кислотность почв. Олиготрофные болота – Об, Ос; мезотрофные заболоченные леса – Свс, Екс; зональные леса – Екз, Скз; пойменные сообщества: Лз, Бп, Ем; интразональные горные сообщества – Ек, БР, БК, Тк, Тл. Обозначения биогеоценозов как в табл. 1. Видовые комплексы пауков приводятся в тексте глав.

В целом, население почвенной мезофауны северотаежных болотных биогеоценозов Восточной Фенноскандии представляет собой обедненный вариант зональных лесных сообществ, прежде всего, за счет снижения обилия большинства таксонов по действием переувлажненности, высокой кислотности и нестабильного температурного режима почв.

Глава 4. Население почвенной мезофауны в катене бассейна малой реки (на примере р.Каменная). Бассейны малых рек представляют собой элементарные комплексы биогеоценозов, которым соответствует

геохимический градиент или ландшафтная катена (Методические подходы..., 2010). В северной тайге Восточной Фенноскандии почвенная мезофауна пойменных почв до недавнего времени не была исследована.

Пойменные биогеоценозы. В почвах разнотравного луга встречено 27 видов пауков, 26 видов стафилин, 2 вида щелкунов, 1 вид дождевых червей. Общая численность мезофауны составляет 354-608 экз/м², биомасса – 3,7-4,0 г/м². Доминирующими группами являются личинки жуков щелкунов (74-142 экз/м²), дождевые черви (26-34 экз/м²), коротконадкрылые жуки (16-90 экз/м²), пауки (16-84 экз/м²), личинки жужелиц (22-32 экз/м²).

Для березняка долгомошного отмечено 28 видов пауков, 28 видов стафилинид, 3 вида щелкунов, 1 вид дождевых червей. Численность почвенной мезофауны 410-552 экз/м², биомасса – 4,1-7,1 г/м². В почвах березняка преобладают дождевые черви (22-30 экз/м²), пауки (36-88 экз/м²), многоножки костянки (42-52 экз/м²), кокциды (52-182 экз/м²), личинки жуков-щелкунов (18-38 экз/м²), личинки Rhagionidae (6-22 экз/м²). Численность мезофауны выше в березовой тессере ($F=17,50$; $p=0,027$) по сравнению с политриховой (504-720 против 332-364 экз/м², рис. 3), что, по-видимому, связано с предпочтением дождевыми червями и щитовками (*Coccinea*) опада из листьев березы.

В ельнике мелкотравном почвенная мезофауна представлена 27 видами пауков, 28 видами стафилин, 6 видами моллюсков, 4 видами жуков-щелкунов, 1 видом дождевых червей. В данном сообществе численность мезофауны составляет 392-552 экз/м², биомасса – 3,5-5,2 г/м². Преобладающими группами являются пауки (92-118 экз/м²), личинки жуков-щелкунов (40-104 экз/м²), многоножки-костянки (48-76 экз/м²), кокциды (10-84 экз/м²). На внутрибиогеоценотическом уровне в ельнике мелкотравном статистически значимые различия численности мезофауны не обнаружены ($F=0,076$; $p=0,83$).

Внепойменные биогеоценозы. В ельнике кустарничково-зеленомошном обнаружено 28 видов пауков, 34 вида Staphylinidae, 3 вида щелкунов, 1 вид дождевых червей. Численность мезофауны меняется в пределах 260-588 экз/м², биомасса – 2,0-3,0 г/м². Таксонами-доминантами являются пауки (122-204

экз/м²), личинки жуков-щелкунов (48-76 экз/м²) и коротконадкрылые жуки (10-34 экз/м²).

В сосняке кустарничково-зеленомошном выявлено 34 вида пауков, 21 вид Staphylinidae, 2 вида щелкунов. Здесь численность почвенной мезофауны варьирует от 266 до 454 экз/м², биомасса – 1,4-4,2 г/м². К числу преобладающих групп относятся пауки (110-150 экз/м²), личинки жуков-щелкунов (54-230 экз/м²) и коротконадкрылые жуки (10-20 экз/м²).

Таким образом, в ряду биогеоценозов долины реки Каменной от плакора к сообществам аккумулятивных позиций прослеживается тенденция к увеличению показателей обилия почвенной мезофауны (рис. 5). Отличительной чертой пойменных сообществ, за исключением ельника мелкотравного, является сравнительно высокая численность дождевых червей одного вида *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826). Во внепойменных почвах ельника и сосняка кустарничково-зеленомошных доминантами являются пауки и личинки щелкунов (рис. 6). В ельнике мелкотравном отмечены оба комплекса мезофауны.

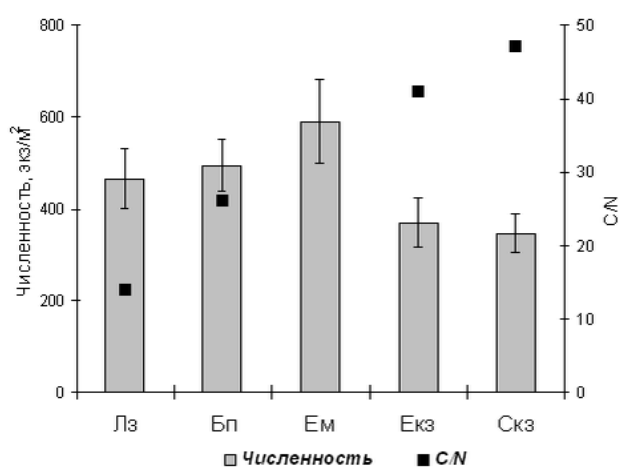


Рис. 5. Численность почвенной мезофауны в биогеоценозах катены малой реки в среднем за три года исследований

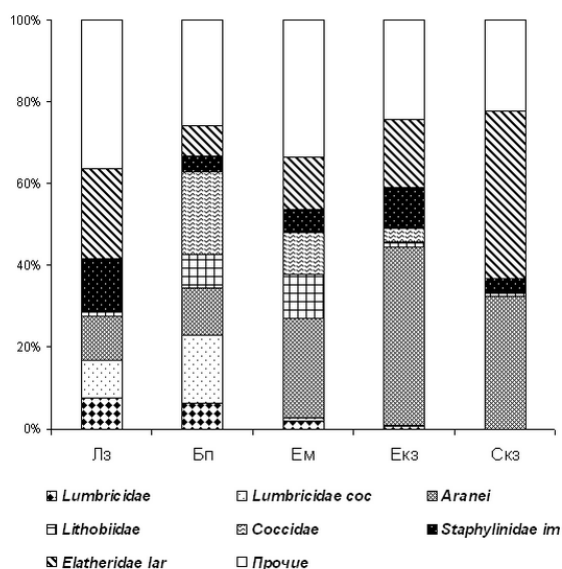


Рис. 6. Структура населения почвенной мезофауны в биогеоценозах катены малой реки в среднем за три года исследований

Пойменные почвы по содержанию элементов питания (углерода, азота, алюминия, железа, никеля и др.) отличаются от внепойменных. В ряду

сообществ от аккумулятивных позиций к плакорным происходит снижение обилия дождевых червей, сопряженное с возрастанием C/N ($r_s = -0,95$, рис. 5 и б). Это, вероятно, связано с тем, что дождевые черви *D. octaedra* предпочитают опад с низким C/N – опад травянистых и мелколиственных растений (Flegel, Schrader, 2000).

В сообществах катены реки Каменной пауки являются одной из массовых и разнообразных групп мезофауны (82 вида). Виды Aranei дифференцируются на два аранеокомплекса соответственно ландшафтному положению биогеоценозов, в которых они обитают (рис. 4). Комплекс видов пауков пойменных сообществ представлен *Diplocephalus picinus* (Blackwall 1841), *Oryphantus angulatus* (O.P.-Cambridge 1881), *Centromerus sylvaticus* (Blackwall 1841), *C. semiater* (L. Koch 1879), *Hilaira pervicax* Hull 1908, *Pirata hygrophilus* Thorell 1872, *P. piraticus* (Cl. 1757), *Pardosa prativaga* (L.Koch 1870) и др. Внепойменные зональные сообщества маркируют обитатели подстилок с зеленомошным покровом (см. главу 3). В ельнике мелкотравном встречаются оба комплекса видов, а также *Dycimbium nigrum* (Blackwall 1834), *Oreonetides vaginatus* (Thorell 1872). Наибольшая численность пауков наблюдается во внепойменных сообществах с грубым типом гумуса и зеленомошным покровом.

Таким образом, население почвенной мезофауны в катене малой реки дифференцируется на комплексы соответственно ландшафтному положению биогеоценозов: 1) пойменные (интразональные); 2) внепойменные (зональные лесные); 3) переходные, сочетающие в себе население мезофауны первых двух групп сообществ (пойменный ельник мелкотравный).

Глава 5. Население почвенной мезофауны в высотном градиенте (на примере г. Вудъяврчорр). За последние десятилетия для целого ряда северных горных регионов Евразии, включая Хибин, отмечено продвижение границы леса (Moiseev, Shiyatov, 2003; Lloyd, 2005; Demin, Zjuzin, 2007 и др.). В связи с этим актуальны исследования населения почвенной мезофауны в высотном

градиенте Хибин, где ранее не было исследовано внутрибиогеоценотическое размещение почвенной мезофауны.

Горные тундры. В лишайниково-кустарничковой тундре фауна крупных почвенных беспозвоночных представлена 19 видами пауков, 5 видами стафилин, 1 видом дождевых червей. Численность мезофауны варьирует в пределах 104-160 экз/м², биомасса – 0,9-1,6 г/м². Основу населения составляют пауки (54-74 экз/м²), стафилины (10-20 экз/м²), личинки двукрылых (8-26 экз/м²).

В кустарничково-зеленомошной тундре встречены 27 видов пауков, 9 видов Staphylinidae, 1 вид дождевых червей. Численность мезофауны в данном сообществе составляет 288-320 экз/м², биомасса – 0,8-1,7 г/м². В населении мезофауны преобладают пауки (136-156 экз/м²), личинки двукрылых (60-64 экз/м²), личинки жуков-щелкунов (16-38 экз/м²).

Березовое криволесье. Фауна представлена 20 видами пауков, 11 видами Staphylinidae, 4 видами дождевых червей. Численность мезофауны – 310-474 экз/м², биомасса – 3,7-6 г/м². В населении почвенной мезофауны доминируют пауки (50-82 экз/м²), личинки жуков-щелкунов (34-64 экз/м²), личинки двукрылых (48-72 экз/м²), стафилины (36-50 экз/м²), дождевые черви (28-54 экз/м²). На внутрибиогеоценотическом уровне численность почвенной мезофауны межкрановой кустарничково-моховой тессеры выражено варьирует в отличие от березовой кустарничковой тессеры (рис. 7).

Горные лесные биогеоценозы. В березняке с рябиной разнотравном отмечены 26 видов пауков, 23 видами коротконадкрылых жуков, 2 вида дождевых червей. Численность мезофауны – 446-600 экз/м², биомасса – 31-91 г/м². Доминируют дождевые черви (206-256 экз/м²), пауки (50-58 экз/м²), стафилины (20-36 экз/м²), личинки двукрылых (34-112 экз/м²). Внутри биогеоценоза показатели численности мезофауны в двух типах тессер сопоставимы либо выше в березовой гераниевой тессере.

В ельнике кустарничково-зеленомошном с элементами разнотравья обнаружено 30 видов пауков, 25 видов коротконадкрылых жуков, 4 вида

дождевых червей. Численность мезофауны варьирует в пределах 660-788 экз/м², биомасса – 10,4-13,4 г/м². Здесь превалирует по численности пауки (136-146 экз/м²), стафилины (138-180 экз/м²), дождевые черви (68-90 экз/м²), личинки жужелиц (60-70 экз/м²), личинки двукрылых (64 экз/м²), личинки жуков-щелкунов (32-40 экз/м²). Численность мезофауны выше ($F=12,13$; $p=0,03$) в еловой зеленомошной тессере, что связано с развитием мощных органогенных подстилок (>10 см) и их низкой кислотности (рН=5,1-5,3) в отличие от межкروновых тессер (с мощностью 5-6 см и рН=4,2-4,6).

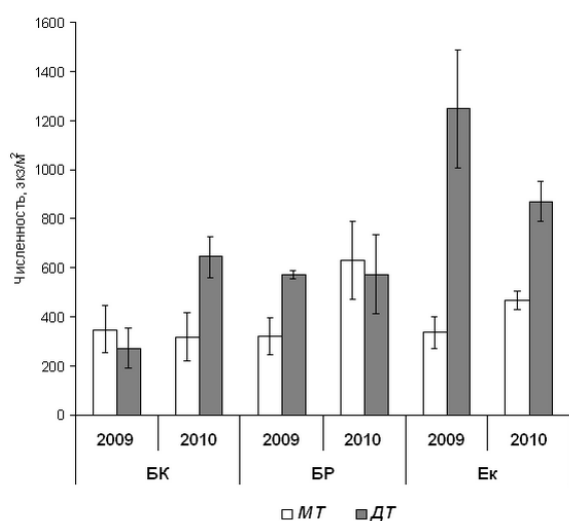


Рис. 7. Распределение численности почвенной мезофауны внутри лесных биогеоценозов высотного градиента (обозначения тессер как на рис. 2)

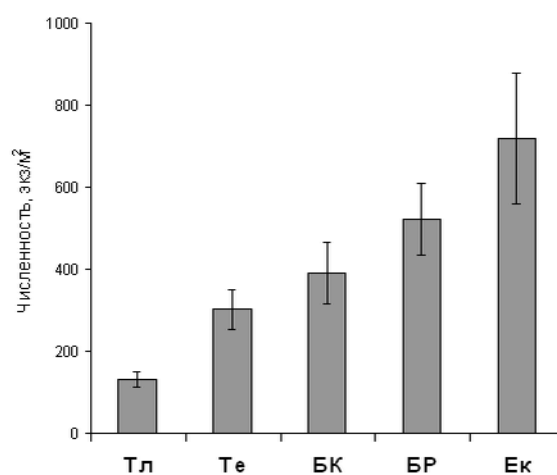


Рис. 8. Показатели численности почвенной мезофауны в высотном градиенте в среднем за три года исследований

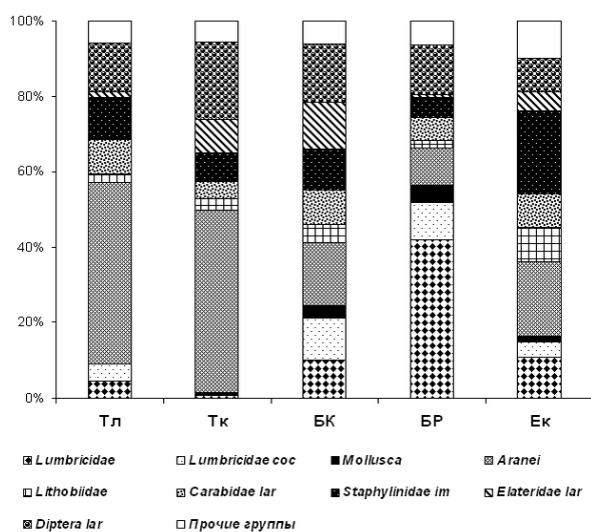


Рис. 9. Структура населения почвенной мезофауны в высотном градиенте

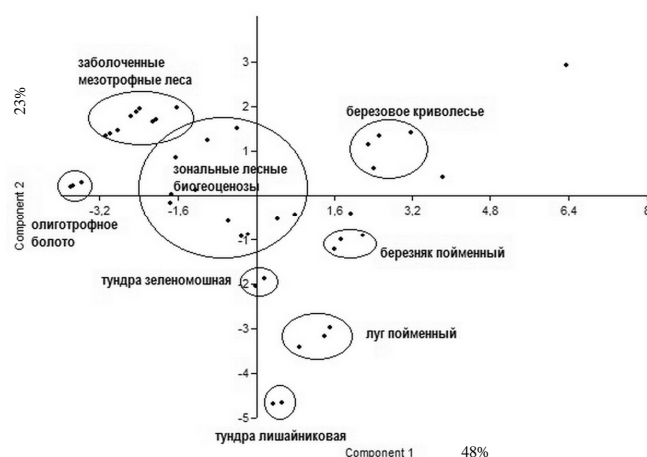


Рис. 10. Ординация исследуемых биогеоценозов методом РСА

Таким образом, в высотном градиенте показатели обилия почвенной мезофауны (рис. 8) последовательно возрастают от горных тундр к лесным биогеоценозам. В березовом криволесье (экотон лес-тундра) за два года исследований отмечены значительные колебания численности мезофауны (за счет пауков и личинок двукрылых). Данный показатель снижался до уровня тундровых сообществ в 2009 г., то повышался до уровня лесных сообществ в 2010 г.

Для тундровых сообществ характерно доминирование пауков, лесные биогеоценозы отличает высокая численность Lumbricidae (рис. 9 и табл. 2). Закономерности распределения показателей обилия и разнообразия дождевых червей в высотном градиенте биогеоценозов склона г. Вудъяврчорр, по нашему мнению, обусловлены минимальными зимними температурами почв (табл. 2). В горных тундрах почвы промерзают до $-2...-3^{\circ}\text{C}$, что лимитирует большинство видов Lumbricidae, кроме *D. octaedra* (Мещерякова, 2011). В лесных сообществах и березовом криволесье минимальные зимние температуры благоприятны для четырех видов дождевых червей. Деятельность дождевых червей (в первую очередь *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826) и *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843) в лесных биогеоценозах г. Вудъяврчорр приводит к образованию зоогенного гумусово-аккумулятивного горизонта и почв дерново-подзолов и дерново-подбуров.

Табл. 2. Численность дождевых червей и пауков в связи с характеристиками органогенных горизонтов биогеоценозах высотного градиента Хибин

Параметры	Биогеоценоз				
	Тл	Тк	БК	БР	Ек
Численность дождевых червей, экз/м ²	12±4,7	4±1,9	39±9,0	231±30,8	79±13,3
Численность пауков, экз/м ²	64±11,4	146±21,1	66±16,0	54±9,0	141±27,9
Минимальные зимние температуры почвы, °С	н.д.	-2,3	-0,5	-0,1	-0,1

Примечание. н.д. – нет данных.

Население пауков биогеоценозов г. Вудъяврчорр подразделяется на два комплекса, причем в тундре кустарничково-зеленомошной встречаются виды обоих группировок (рис. 4). Первый аранеокомплекс характерен для горных

тундр (*Pardosa eiseni* (Thorell 1875), *P. hyperborea* (Thorell 1872), *Arctobius agelenoides*, *Mecynargus borealis* (Jackson, 1930)). Второй образуют виды пауков березового криволеся и лесных сообществ (*Hilaira herniosa* (Thorell 1875), *Centromerus arcanus*, *Leptorhoptrum robustum* (Westring 1851), *Robertus lividus* (Blackwall 1836), *Semljicola latus* (Holm 1939), *Tenuiphantes tenebricola* (Wider 1834), *T. nigriventris* (L.Koch 1879)). Высокое сходство ельника и зеленомошной тундры по видовому составу и численность пауков, по нашему мнению, обусловлено зеленомошным покровом и мощных подстилок (грубый тип гумуса). В почвах березняка разнотравного, где зеленые мхи отсутствуют, а подстилка маломощная, показатели обилия *Aranei* в 1,5-2 раза ниже.

Мозаика почвенной мезофауны высотного градиента Хибин на биогеоценотическом уровне совпадает с мозаикой почвенно-растительного покрова. Самое низкое содержание элементов питания свойственно лишайниковой тундре. По содержанию элементов питания и сравнительно высокой кислотности почв тундра кустарничково-зеленомошная и ельник кустарничково-зеленомошный достаточно близки, что объясняется характером опада из кустарничков и зеленых мхов.

Заключение. Исследование населения почвенной мезофауны проводили на ландшафтном, биогеоценотическом и внутрибиогеоценотическом (тессера) уровнях пространственной организации. Мезофауна северотаежных биогеоценозов двух ландшафтов Восточной Фенноскандии представлена видами с широкими ареалами. В горном ландшафте Хибин обнаружено 88 видов пауков (всего для Кольского п-ова – 228 видов), 38 вида стафилин, 4 вида дождевых червей, 10 видов брюхоногих моллюсков, 11 видов жуужелиц и др. Для озерно-ледникового ландшафта Костомукшского заповедника выявлено 158 видов пауков, 96 видов Staphylinidae, 14 видов жуужелиц, 6 видов моллюсков, 2 вида дождевых червей, 2 вида Opiliones и др. Общая численность и биомасса почвенной мезофауны в горном ландшафте Хибин варьирует в пределах 104-788 экз/м² и 0,9-91,0 г/м², соответственно. Здесь наблюдается

высокое разнообразие и обилие дождевых червей. В озерно-ледниковом ландшафте Костомукшского заповедника данные показатели изменяются в пределах 40-608 экз/м² и 0,2-7,1 г/м², а преобладающими группами являются пауки и личинки жуков-щелкунов. Подобные различия в разнообразии сапрофильных групп и обилии почвенной мезофауны двух ландшафтов связаны с богатством почвообразующих пород и почв, разнообразием травянистой растительности и благоприятным гидротермическим режимом почв в Хибинах.

В исследуемых экологических градиентах наибольшие колебания биомассы мезофауны наблюдаются в высотном градиенте Хибин (в 100 раз), а наименьшие – для сообществ катены малой реки (в 5 раз). В озерно-ледниковом ландшафте наибольшие колебания биомассы мезофауны характерны для биогеоценозов градиента лес-мезотрофное болото (в 20 раз). Широкий разброс значений биомассы мезофауны, обусловленный резким контрастом экологических условий местообитаний, наблюдается в высотном градиенте Хибин.

Ординация населения почвенной мезофауны исследуемых типов биогеоценозов методом PCA показала (рис. 10), что выделенные группы сообществ различаются по обилию дождевых червей и пауков, кислотности, содержанию азота и C/N в обитаемых органогенных горизонтах. Ельники и сосняки кустарничково-зеленомошные обособлены от остальных сообществ в отдельную группу, характеризуясь высокими численностями пауков и личинок жуков-щелкунов при низкой плотности дождевых червей. Подобная структура населения мезофауны отмечена для зональных сообществ Беломорских островов, северо-западной Карелии и равнинной части Кольского полуострова (Бызова и др., 1986; Рыбалов, 2001; Танасевич и др., 2009).

Болотные биогеоценозы отличаются от зональных низкими значениями обилия мезофауны (с численным преобладанием пауков) и содержания азота, дифференцируясь на две группы (олиготрофные и мезотрофные). Пойменные сообщества (луг разнотравный, березняк долгомошный) озерно-ледникового ландшафта Карелии и лесные сообщества (ельник кустарничково-

зеленомошный, березовое криволесье) горного ландшафта Хибин по сравнению с зональными отличаются высокой численностью дождевых червей. Несмотря на воздействие паводков, население почвенной мезофауны пойменных биогеоценозов долины малой реки Восточной Фенноскандии является стабильным, то есть обилие и структура мезонаселения меняется незначительно. Последнее не характерно для мезопедобионтов аллювиальных почв бассейнов крупных рек (Рыбалов, Воробьева, 2002; Рыбалов, 2007).

В экотонах лес-болото и лес-тундра северной тайги Восточной Фенноскандии показатели обилия и разнообразия почвенной мезофауны нестабильны, то есть перекрывают диапазоны колебаний соответствующих показателей для соседних сообществ. Это совпадает с характеристикой экотона данной В.В. Жерихиным (2003). Для населения всей почвенной мезофауны и ее отдельных групп (пауков) в данных экотонах краевой эффект (увеличение разнообразия и обилия) не отмечен, как и для жуужелиц лесных экотонов Финляндии (Heliola et al., 2001). Это отличает экотона северной тайги Восточной Фенноскандии от Западной Сибири, где краевой эффект проявляется (Стриганова, Порядина, 2005).

В северной тайге Восточной Фенноскандии для мезофауны характерны различные паттерны пространственного размещения, связанного с мозаикой почвенно-растительного покрова. В зональных северотаежных ельниках обилие мезофауны в еловых подкروновых тессерах значительно ниже, чем в межкروновых. В зональных сосняках кустарничково-зеленомошных, интразональных ельниках кустарничково-зеленомошных (Хибины), сосново-еловых вахтово-сфагновых лесах и пойменных березняках обилие мезофауны в древесных тессерах выше. В горных березняках разнотравных и пойменных ельниках мелкотравных различия в численности мезофауны в обоих элементах мозаики статистически не значимы. В ельнике кустарничково-сфагновом и березовом криволесье, березняке разнотравном Хибин численность мезопедобионтов в тессерах нестабильна и варьирует по годам.

Аранеофауна северной тайги российского сектора Восточной Фенноскандии представлена 276 видами, что сопоставимо с фауной Aranei северной Финляндии (Коронен, 1976). Зональные леса, интразональные горные ельник кустарничково-зеленомошный и тундра зеленомошная характеризуются высокой численностью почвообитающих Aranei с преобладанием видов семейства Linyphiidae (рис. 4). Это связано с наличием в этих сообществах подстилки из грубого типа гумуса (мор-модер) и напочвенного покрова из зеленых, но не политриховых, мхов, рыхлая структура которых служит обитаемым пространством (пространственная экологическая ниша) для мелких почвообитающих видов пауков, не являющихся роющими животными. Напротив, в сообществах с маломощными подстилками, типом гумуса мулль (луг разнотравный, березняки долгомошные, разнотравные и березовое криволесье), где обитаемого пространства меньше, численность пауков значительно ниже по сравнению зональными. В интразональных болотных сообществах и тундрах лишайниковых с неблагоприятным гидротермическим режимом почв численность и разнообразие пауков существенно ниже, здесь возрастает участие пауков-волков (Lycosidae).

Выводы.

1. Высокое обилие почвенной мезофауны и таксономическое разнообразие сапрофагов в горном ландшафте Хибин по сравнению с озерно-ледниковым ландшафтом северо-западной Карелии связаны с богатыми почвообразующими породами и почвами, высоким разнообразием травянистой растительности и благоприятным гидротермическим режимом почв.

2. Сравнительный анализ почвенной мезофауны в экологических градиентах северной тайги Восточной Фенноскандии показал, что наибольшие колебания биомассы мезопедобионтов характерны для высотного градиента Хибин (на два порядка), а наименьшие – для катены малой реки озерно-ледникового ландшафта Карелии (в 5 раз). Широкое варьирование биомассы

мезофауны отражает резкую контрастность условий местообитаний Хибин: от экстремальных тундровых до благоприятных лесных сообществ.

3. Изученные типы интразональных биогеоценозов достоверно отличаются от зональных пониженными (болотные и тундровые сообщества) и повышенными (пойменные и горные лесные сообщества) показателями разнообразия и обилия почвенной мезофауны.

4. В заболоченных лесах северной тайги Восточной Фенноскандии (ельники кустарничково-сфагновые) население почвенной мезофауны представляет собой обедненный вариант зональных ельников кустарничково-зеленомошных, что обусловлено негативным влиянием переувлажненности и высокой кислотности почв на обилие и разнообразие большинства таксонов, кроме пауков. Снижение обилия почвенной мезофауны в градиенте увлажнения почв также сопряжено со снижением содержания азота в обитаемых органогенных горизонтах.

5. В олиготрофных болотных биогеоценозах нестабильный температурный режим наряду с переувлажненностью и высокой кислотностью почв приводит к элиминации сапрофильных групп мезофауны и преобладанию герпетобиотных хищников, представленных в основном пауками.

6. Пойменные биогеоценозы долины малой реки в подзоне северной тайги Восточной Фенноскандии отличаются стабильностью показателей обилия и структуры населения почвенной мезофауны. В исследуемых пойменных биогеоценозах по сравнению с зональными лесными происходит изменение структуры населения почвенной мезофауны в сторону увеличения обилия сапрофагов – дождевых червей, сопряженное с низкими показателями кислотности и C/N почв.

7. В высотном градиенте Хибинского горного массива показатели обилия мезопедобионтов последовательно возрастают от тундровых сообществ к лесным, что связано с перестройкой структуры населения мезофауны: преобладание пауков в горных тундрах сменяется доминированием дождевых червей в лесных горных биогеоценозах.

8. В лесных биогеоценозах Хибин в результате деятельности дождевых червей формируются зоогенный гумусово-аккумулятивный горизонт и типы почв дерново-подзолы и дерново-подбуры, не свойственные зональным северотаежным лесам Восточной Фенноскандии. Распространение Lumbricidae в горные тундры лимитировано промерзанием почвы в зимний период.

9. Экотоны северной тайги Восточной Фенноскандии отличаются нестабильными показателями обилия и разнообразия почвенной мезофауны, которые перекрывают диапазоны колебаний соответствующих показателей для соседних сообществ. В данных экотонах краевой эффект, проявляющийся в увеличении разнообразия и обилия, для почвенного мезонаселения не выражен, что связано с низким разнообразием мезопедобионтов.

10. Исследование модельной группы – пауков показало, что высокая численность и специфический комплекс почвообитающих пауков свойственны северотаежным биогеоценозам Восточной Фенноскандии с грубым типом гумуса и зеленомошным покровом, рыхлая структура которых создает обитаемые пространства (пространственную экологическую нишу) для пауков-пигмеев Linyphiidae. В интразональных болотных и горных тундровых сообществах возрастает участие герпетобионтных форм семейства Lycosidae.

Список публикаций автора по теме диссертации.

Статьи в журналах из списка ВАК и монографиях:

Танасевич А.В., Рыбалов Л.Б., *Камаев И.О.* Динамика почвенной мезофауны в зоне техногенного воздействия // Лесоведение. 2009. № 6. С. 88-97.

Камаев И.О., Рыбалов Л.Б. Зоодиагностика состояния лесных биогеоценозов // Методические подходы к экологической оценке лесного покрова бассейна малой реки. М.: КМК, 2010. С. 131-139.

Танасевич А.В., *Камаев И.О.* Пауки Кольского полуострова (Arachnida, Aranei) // Кавказский энтомологический бюллетень. 2011. Т.7. Вып.1. С. 7-32.

Рыбалов Л.Б., *Камаев И.О.* Разнообразие почвенной мезофауны в северотаежных биогеоценозах бассейна реки Каменная (Карелия) // Известия РАН. Серия биологическая. 2011. №4. С. 403-412.

Рыбалов Л.Б., *Камаев И.О.* Структурно-функциональная организация населения почвенной мезофауны болот и заболоченных лесов Северо-Западной Карелии // Почвоведение. 2011. №11. С. 1344-1354.

Публикации в сборниках и материалах конференций:

Камаев И.О. Население почвенных пауков болотных сообществ Костомукшского заповедника // Проблемы почвенной зоологии (Материалы XV Всеросс. совещания по почвенной зоологии). М.: КМК, 2008. С. 44-45.

Камаев И.О., Рыбалов Л.Б. Геоэкологическая характеристика лесных аллювиальных почв Костомукшского заповедника (Республика Карелия) // Лесное почвоведение-2009. Петрозаводск, 2009. С. 203.

Камаев И.О. Трофическая структура населения почвенной мезофауны болот и заболоченных лесов Костомукшского заповедника // Биогеография почв. М., 2009. С. 36.

Камаев И.О. Население пауков (Aranei) в высотном градиенте Хибин // Ломоносов-2010: Междунар. конф. студ., аспирантов и мол. ученых; секция «Биология». М.: МАКС Пресс, 2010. С. 126-127.

Камаев И.О. Население почвенной мезофауны в экотонах северной тайги Восточной Фенноскандии // Проблемы почвенной зоологии. Материалы XVI Всеросс. совещания по почвенной зоологии. М.: КМК, 2011. С. 50-51.

M.A. Orlova, N.V. Lukina, *I.O. Kamaev*, V. E. Smirnov, T.V. Kravchenko, O.V. Tutubalina, L. G. Isaeva, A. Hofgaard. Impact of climate-induced forest advance on carbon in forest-tundra ecotones // Boreal Forests in a Changing World. Krasnoyarsk: Sukachev Institute of Forest SB RAS, 2011. P. 243-245.