

УДК 574.34:595.713:630*263(1-924.82)

ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ КОЛЛЕМБОЛ (COLLEMBOLA) В СРЕДНЕТАЁЖНЫХ ПОЙМЕННЫХ ЛЕСАХ

А. А. Таскаева, Е. М. Лаптева

*Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
Россия, 167982, Сыктывкар, Коммунистическая, 28
E-mail: taskaeva@ib.komisc.ru*

Поступила в редакцию 08.02.11 г.

Динамика сообществ коллембол (Collembola) в среднетаёжных пойменных лесах. – Таскаева А. А., Лаптева Е. М. – Показано, что в пойменном берёзово-осиновом лесу формируются умеренно флуктуирующие сообщества коллембол, отличающиеся от стабильных по амплитуде варьирования, прежде всего, спектров доминантов и жизненных форм. Колебания плотности населения высоки. Вариабельность численности поверхностно-обитающих видов выражена сильнее по сравнению с геми- и эуэдафическими видами.

Ключевые слова: поймы, берёзово-осиновый лес, коллемболы, динамика.

Collembola community dynamics in inundated forests in the middle taiga. – Taskaeva A. A. and Lapteva E. M. – Fluctuating collembolan communities are shown to form in an inundated birch-aspen forest, which distinguish from stable ones by the variation amplitude of, first of all, the dominant and vital form spectra. Their population density fluctuations are high. The abundance variability of epigeic species is expressed more strongly in comparison with hemi- and euedaphic forms.

Key words: floodplains, birch-aspen forest, collembolan, dynamics.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение многолетней динамики дает возможность получить ответ на ряд вопросов, касающихся природы и границ устойчивости надорганизменных систем. Объектом таких работ служат различные организмы, в том числе и коллемболы (Кузнецова, 2007; Takeda, 1987). Практически все исследования, направленные на выявление закономерностей динамики ногохвосток, выполнены в мезофитных экосистемах с относительно мягким климатом, для которых характерны многочисленные и структурно стабильные сообщества (Chernova, Kuznetsova, 2000). Такие сообщества отличаются устойчивым ядром доминантов (2-3 вида) и достаточно определенным набором субдоминантов (Кузнецова, Бабенко, 1984; Takeda, 1987; Kaczmarek, 1995). Структурная стабильность населения коллембол в разнородной динамике обусловлена синхронным изменением численности доминирующих видов и регулярностью сезонных колебаний плотности популяций. Основными факторами, влияющими на динамику численности и видового разнообразия микроартропод, принято считать влажность и температуру почвы (Hopkin, 1997). Определенную роль могут играть хищнические взаимоотношения (Hägvar, 1995; Schaefer, 1995). Однако полевые учеты показали, что хищники хоть и питаются коллемболами, не оказывают существенного влияния на регуляцию их численности (Ferguson, Joly, 2002). Показано, что динамика населения ногохвосток в мезо-

фитных лесах обычно тесно связана с температурным режимом почв (Кузнецова, 2007), в то время как роль осадков прослеживается лишь при резком и продолжительном отклонении их количества от нормы (Кузнецова, 2007; Wolters, 1998). Прогнозировать динамические аспекты формирования сообществ почвенных беспозвоночных в лесах умеренного пояса достаточно сложно, поскольку в условиях переувлажнения и (или) дефицита влаги представлены, как правило, флуктуирующие сообщества коллембол (Кузнецова, Крестьянинова, 1998). Остается неясным, насколько широким может быть диапазон варьирования типов организации у сообществ коллембол пойменных лесов, почвы которых характеризуются «молодостью», динамизмом и высокой плотностью жизни (Добровольский, 1991). В период весеннего половодья и осенних паводков почвы пойменных лесов в течение определенного времени находятся под водой. Длительность и режим паводка обуславливают существенное отличие пойменных почв от почв водоразделов, что не может не сказаться на специфике в них динамики сообществ коллембол.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в ходе трехлетних исследований (2003 – 2005 гг.), проведенных в пойменном берёзово-осиновом лесу (Республика Коми, средняя тайга). В центральной части левобережной пойменной террасы долины р. Сысола (приток р. Вычегда) выбраны три ключевых участка, занимающих различные элементы рельефа центральной поймы и отличающихся типом формирующихся аллювиальных почв, уровнем залегания почвенно-грунтовых вод и длительностью затопления в период весеннего половодья. Выделенные участки образуют естественный экологический ряд по степени нарастания увлажненности аллювиальных почв: P_1 – аллювиальная дерновая (лесная) почва, вершина гривы, P_2 – аллювиальная луговая (лесная) почва, выровненный участок поймы, P_3 – аллювиальная лугово-болотная (лесная) почва, межгрядное понижение. Детальная характеристика участков и физико-химических свойств почв представлена в работе (Разнообразие..., 2005). Специфической особенностью аллювиальных почв пойменных лесов таёжной зоны является наличие хорошо выраженной маломощной (3 – 5 см) грубогумусной лесной подстилки (гор. A_0), представленной опадом берёзы и осины, под которой залегает гумусоаккумулятивный горизонт A_1 мощностью 15 – 20 см. Почвы кислые, ненасыщены основаниями, с резко убывающим профильным распределением органического углерода: ниже 25 см содержание $C_{орг}$ составляет меньше 1%. В направлении от вершины гривы (P_1) к межгрядному понижению (P_3) наблюдается снижение степени прогреваемости верхних горизонтов почвы, возрастание влажности, повышение кислотности лесных подстилок и содержания органического вещества в гумусоаккумулятивном горизонте (Разнообразие..., 2005). Классификация и диагностика почв проведена по «Классификация и диагностика почв СССР» (1977).

На каждом участке ежемесячно (с мая по сентябрь) отбирали пробы почв в 8 – 10-кратной повторности, площадью 25 и 100 см² каждая, с разделением на лесную подстилку (горизонт A_0 , глубина 0 – 3 см) и залегающего под ней гумусоаккумулятивного горизонта (горизонт A_1 , глубина 3 – 7 см). Для выгонки коллембол использовали воронки Туллыгрена.

Жизненные формы определяли по системе С. К. Стебаевой (1970). Видовое разнообразие (H') и выравненность (J') оценивали по индексу Шеннона – Уивера. Для характеристики вариабельности определяемых параметров использовали (i) кратность варьирования показателей (как отношение максимального значения параметра к минимальному); (ii) коэффициент вариации (V , %); (iii) индекс стабильности (I_s). Индекс I_s , предложенный для анализа стабильности плотностей популяций (Connell, Sousa, 1983), рассчитывается как стандартное отклонение логарифмически трансформированных (по $\log_{10}$) данных. В соответствии с разбросом значений принято выделять 7 классов вариабельности: I – 0.00 – 0.20; II – 0.21 – 0.40; III – 0.41 – 0.60; IV – 0.61 – 0.80; V – 0.81 – 1.00; VI – 1.01 – 1.20; VII ≥ 1.21 . На основании расчетов коэффициента вариации Н. А. Кузнецовой (2005) предложено выделять группы коллембол с относительно сильными ($V > 200$ %), умеренными ($V = 100 - 200\%$) и слабыми ($V < 100\%$) флуктуациями. Равномерность пространственного распределения описывали на основании расчета индекса агрегированности Лексиса. При проведении статистической обработки полученных данных использовали программы Excel и STATISTICA.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Общая численность. Плотность населения коллембол, населяющих верхние горизонты пойменных лесных почв, существенно варьирует как по срокам отбора (в течение вегетационного периода), так и по годам наблюдений (табл. 1). Минимальная плотность с варьированием в пределах 29 – 58% была отмечена на всех участках в 2003 г. Последующие годы наблюдений характеризовались практически 3 – 9-кратным подъемом на всех участках плотности коллембол в послепагодковый период. В дальнейшем происходило ее снижение, однако не доходящее до уровня минимальных значений, зарегистрированных в 2003 г. 2004 и 2005 годы отличались более выраженной флуктуацией в плотности населения коллембол во всех биотопах, о чем свидетельствует расчет коэффициентов вариации (от 31 на вершине гривы до 118% в межгивном понижении).

В среднем за три года наблюдений минимальной плотностью населения и более высокой амплитудой варьирования данного показателя отличались сообщества ногохвосток межгивного понижения (уч. П₃). Для этого биотопа отмечено стабильное ее снижение к концу вегетационного периода. На остальных участках наблюдались всплески плотности коллембол в отдельные сроки летнего периода (см. табл. 1).

Количество видов. Ежемесячные выборки регистрируют в течение одного года на разных участках от 9 – 15 до 13 – 25 видов (см. табл. 1). Максимальное количество видов (26) выявлено в почве вершины гривы, на двух других участках оно составило порядка 21 – 22 вида. Видовая структура четкая: виды *Folsomia quadrioculata* (Tullberg, 1871), *Folsomia fimetarioides* (Axelson, 1903), *Folsomia kuznetsovae* (Potapov, 2009), *Isotomiella minor* (Schäffer, 1896) с очень высокой численностью, характеризующиеся устойчивыми позициями в многолетней динамике на участках, и группа (8 – 10) из среднечисленных видов. Не менее характерна для группировок коллембол высокая доля (около 50 – 60%) редких и малочисленных

ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ КОЛЛЕМБОЛ (COLLEMBOLA)

форм, вероятность массового размножения которых в данных биотопах очень низка. Показано, что во всех биотопах видовое богатство, как правило, снижается к концу вегетационного периода. Но возможны исключения. Например, в 2005 г. отмечено возрастание видового богатства сообщества коллембол в почве межгрядного понижения. Максимальной амплитудой в варьировании данного признака отличается сообщество ногохвосток, населяющее почву вершины гряды (9 – 26 видов). Два других участка характеризуются относительно близкими показателями (12 – 21 и 11 – 22 вида соответственно).

Таблица 1

Плотность населения, индексы разнообразия и агрегированности коллембол в почвах пойменного осиново-берёзового леса

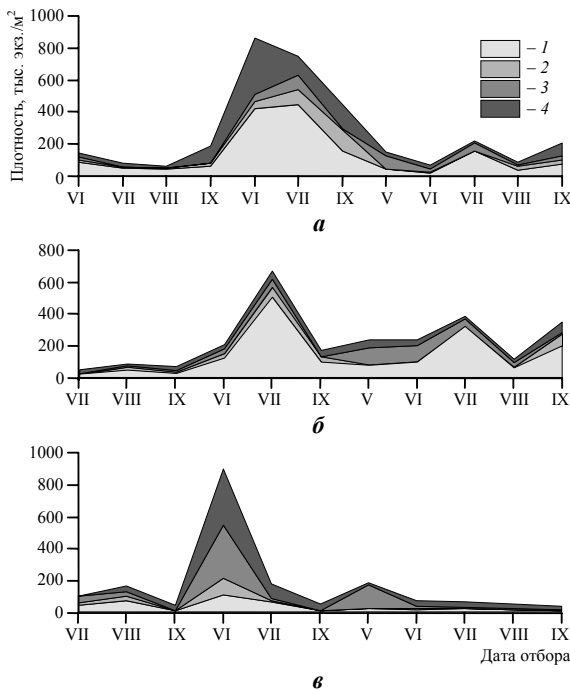
Вид	2003 год				2004 год			2005 год				
	июнь	июль	август	сентябрь	июнь	июль	сентябрь	май	июнь	июль	август	сентябрь
Вершина гряды (участок П ₁)												
Плотность, тыс.экз./м ²	14.3±4.4	8.2±3.8	6.2±1.5	18.9±3.1	86.2±14.4	74.7±18.5	44.4±19.0	73.0±17.1	22.9±5.3	21.9±8.3	34.2±7.2	20.1±4.8
Видовое богатство, (S)	26	16	16	15	25	18	14	19	16	9	11	13
Индекс Шеннона (H')	2.14	1.47	1.65	2.38	2.55	1.92	2.27	1.83	2.77	1.22	2.23	2.2
Выравненность (J')	0.46	0.49	0.41	0.61	0.54	0.45	0.58	0.43	0.69	0.38	0.64	0.61
Индекс Лексиса	3.7	4.0	1.4	1.6	3.5	4.8	6.4	4.5	2.2	4.0	2.7	2.4
Выровненная пойма (участок П ₂)												
Плотность, тыс.экз./м ²	–	4.9±1.2	8.9±1.6	7.2±1.7	21.5±8.9	67.5±22.8	17.5±5.6	66.9±5.9	96.7±27.9	38.8±13.3	47.5±16.9	35.5±6.4
Видовое богатство (S)	–	18	12	12	13	21	14	21	17	15	13	12
Индекс Шеннона (H')	–	2.73	2.04	2.52	1.97	1.38	1.84	2.54	1.96	0.9	1.89	1.95
Индекс выравненности (J')	–	0.65	0.57	0.70	0.55	0.32	0.48	0.58	0.48	0.23	0.51	0.54
Индекс Лексиса	–	1.7	1.2	1.4	4.3	6.2	3.0	1.7	6.3	4.8	5.5	2.4
Межгрядное понижение (участок П ₃)												
Плотность, тыс. экз./м ²	–	10.2±3.6	16.3±4.0	4.4±1.9	64.0±22.1	12.5±2.8	4.9±0.1	76.2±22.1	27.2±5.2	18.0±6.4	20.6±2.7	14.4±2.8
Видовое богатство (S)	–	16	14	14	20	22	18	11	17	13	18	18
Индекс Шеннона (H')	–	1.86	2.48	2.17	2.15	2.26	2.75	1.3	2.88	2.64	2.85	3.26
Индекс выравненности (J')	–	0.46	0.67	0.57	0.51	0.54	0.69	0.38	0.70	0.71	0.68	0.78
Индекс Лексиса	–	5.9	5.0	3.1	10.1	4.0	2.3	9.6	6.2	6.0	4.9	4.1

Примечание. Прочерк означает, что пробы не отбирались.

Структура доминирования и численность доминирующих видов. Как правило, динамику общей численности коллембол определяют изменения плотности доминирующих видов (Кузнецова, 2005). В почвах пойменного леса наиболее выра-

женными доминантами (вне зависимости от биотопа) являются *Folsomia quadrioculata*, *Folsomia fimetarioides*, *Isotomiella minor*.

Основной вклад в динамику плотности населения коллембол в почве вершины гривы вносят *F. quadrioculata*, *F. fimetarioides* и *I. minor*. Коэффициент корреляции между общим обилием коллембол и плотностью этих видов составляет 0.91, 0.45 и 0.55 соответственно. Следует отметить, что, как правило, всплески в численности *F. quadrioculata* сопровождаются возрастанием численности *I. minor*, в то время как *F. fimetarioides* достигает своего наибольшего обилия в осенний период, когда снижается численность первых двух видов. На этом участке немаловажную роль в поддержании численности сообщества ногохвосток играют и другие виды, выходящие на позиции доминантов и субдоминантов в отдельные сроки вегетационного периода (рисунок). Например, *Xenyllodes armatus* (Axelson, 1903) достигает



Динамика численности доминирующих видов коллембол на вершине гривы (а), на выровненном участке поймы (б) и в межгивном понижении (в): 1 – *Folsomia quadrioculata*, 2 – *Folsomia fimetarioides*, 3 – *Isotomiella minor*, 4 – остальные

плотности всех трех доминирующих видов проходит синхронно (2003 – 2004 гг.). Их пик приходится на август (2003) и июль (2004). В 2005 г. для *I. minor* отмечено постепенное сокращение численности к осеннему периоду, в то время как для *F. fimetarioides* выявлена прямо противоположная картина. Постоянным субдоми-

уровня доминантности в сентябре 2003 и 2004 гг., *Shoetella ununguiculata* Tullberg, 1869 – в июле, сентябре 2003 г. Субдоминантами являются виды *Protophthora boedvarssoni* Pomorski, 1993, *Ceratophysella denticulata* (Bagnall, 1941), *Folsomia manolachei* Deharveng, 1982, *Tomocerus minutus* Tullberg, 1876, *Parisotoma notabilis* (Schäffer, 1896).

На выровненном участке поймы (уч. П₂) также основную роль в поддержании численности комплекса ногохвосток играет *F. quadrioculata* (см. рисунок). Наряду с ним высока значимость *I. minor*. Коэффициент корреляции между общим обилием и численностью этих двух доминантов составил 0.85 соответственно. По сравнению с вершиной гривы (уч. П₁), вклад *F. fimetarioides*, а также временных доминантов и субдоминантов менее выражен. Как правило, динамика

нантом (кроме июльских сроков отбора) был только один вид – *P. boedvarssoni*. Однако в 2003 г. в эту категорию вошел также вид *Supraphorura furcifera* (Börner, 1901), который в 2004 г. был немногочисленен, а в 2005 г. вообще не был зарегистрирован ни в один из сроков отбора. В определенные периоды уровня доминантности или субдоминантности достигали *C. denticulata*, *F. manolachei*, *T. minutus*, *P. notabilis*, *Desoria hiemalis* (Schött, 1893), *Isotoma viridis* Bourlet, 1839. Остальные виды отнесены к малочисленным, так как их доля не превышала 3.9%.

В межгрядном понижении ситуация существенно отличается по сравнению с участками П₁ и П₂. Вид *F. quadrioculata* уходит с ведущих позиций, уступая место виду *I. minor*. Коэффициент корреляции между общим обилием и этими двумя видами составил соответственно 0.79 и 0.86. В отдельные сроки существенно возрастает вклад остальных выделенных доминантов и субдоминантов (см. рисунок). Для вида *I. minor* сохраняется выявленная для двух других участков тенденция постепенного снижения относительного обилия к началу осени. В этот период данный вид встречается в единичных пробах, либо вообще отсутствует. *F. quadrioculata*, как правило, достигает максимального обилия в июле – августе с последующим сокращением численности к сентябрю. К временным доминантам можно отнести виды *F. fimetarioides*, *Anurida ellipsoids* Stach, 1949, *Folsomia kuznetsovae* Potapov, 2009. В качестве постоянных субдоминантов выступали *Friesia mirabilis*, *C. denticulate*, *P. boedvarssoni*. В определенные периоды уровня субдоминантности достигали виды *F. manolachei*, *X. armatus*, *I. viridis*.

Спектр жизненных форм. Оценка сообществ коллембол по соотношению жизненных форм показала, что на вершине гряды (П₁) и на выровненном участке поймы (П₂) на протяжении всего периода наблюдений наиболее велика и постоянна роль гемиздафических видов. Численность эуздафической и поверхностно-обитающей групп варьирует в широких пределах, изменяясь до 4 – 6 крат. При переходе от вершины гряды к выровненному участку поймы возрастает амплитуда колебаний численности всех групп коллембол (по жизненным формам). Причем на уч. П₂ явно снижается обилие поверхностных и верхнеподстилочных видов, по сравнению с вершиной гряды (уч. П₁). В межгрядном понижении (уч. П₃) доминируют во все сроки отбора эуздафические формы коллембол. В течение всех трех лет исследований наблюдалось возрастание здесь доли поверхностно-обитающих видов и снижение почвенных и гемиздафических форм к концу вегетационного периода.

В целом таксономический состав ногохвосток довольно стабилен по годам наблюдений (Таскаева, 2009). Максимальным количеством видов представлены дерновые (лесные) почвы вершины гряды, относительно меньшим – почвы полу- и гидроморфного типа, занимающие выровненный участок поймы и межгрядное понижение. На вершине гряды (уч. П₁) и выровненном участке поймы (уч. П₂) показатели индекса Шеннона, как правило, характеризуются низкими значениями (см. табл. 1). Следует отметить неравномерность распределения общей численности по видам, о чем свидетельствуют низкие показатели индекса выравненности (*J'*). Большее видовое богатство сообществ коллембол вершин гряд связано со спецификой их гидротермического режима (Разнообразие..., 2005). Данные почвы

лучше прогреваются в летний период, по сравнению с двумя другими участками, лучше дренируются, в связи с чем лесные подстилки характеризуются здесь влагообеспеченностью в пределах 20 – 40% полной влагоёмкости. Иссущение почвы на уч. П₁, периодически возникающее в наиболее теплообеспеченные месяцы, способствует заселению данного биотопа видами, адаптированными к недостатку влаги (кортицикольные: *Anurophorus palaearcticus*, *Desoria blekeni*, верхнеподстилочные: *Pseudochorutes dubius*, *Xenylla mucronata*) и не встречающимися по этой причине на других участках поймы. Почва межгрядного понижения, наоборот, сильно увлажнена и поэтому здесь отсутствуют многие виды коллембол, неприспособленные к условиям повышенной влажности и уступающие соответственно место немногочисленному количеству специализированных видов, способных существовать в жестких экологических условиях.

Согласно данным литературы, основными факторами, определяющими характер сезонных изменений в численности и структуре микроартропод, являются температура, динамика лесной подстилки, гидротермический режим почвы, численность микрофлоры и мезофауны. Однако, как отмечает Н. А. Кузнецова (2007), у большинства видов в течение года наблюдается несколько периодов подъёма и спада численности, что связано с массовым размножением (Чернова, 1991). Выдвинуто предположение о важной роли конкурентных отношений (Второв, Мартынова, 1974). Однако процессы динамики численности коллембол на популяционном уровне требуют дальнейших исследований и обоснований. Высокие летние температуры на фоне недостатка влаги, как правило, ведут к снижению численности ногохвосток в таёжных экосистемах (Кузнецова, Бабенко, 1984), поступление свежего листового опада коррелирует с повышением плотности населения микроартропод в осенний период (Регуляторная роль..., 2002), а численность бактерий, микромицетов и мезофауны является зеркальным отражением общего количества коллембол (Евдокимова и др., 2002). Наши исследования свидетельствуют о том, что в пойменных ландшафтах средней тайги эти зависимости носят более сложный характер. В пойменных лесных экосистемах численность коллембол в большей степени определяется генезисом почвы и характером паводкового режима. Например, в 2003 г. с холодным, избыточно влажным раннелетним периодом и поздним паводком плотность населения ногохвосток на всех участках была невысока и характеризовалась соответствующей динамикой (см. табл. 1). В частности, в дерновой (лесной) почве (уч. П₁) наблюдалось снижение плотности населения коллембол в июле – августе (по сравнению с раннелетним и осенним периодами), а в полу- (уч. П₂) и гидроморфных (уч. П₃) почвах отмечался пик численности ногохвосток в августе со снижением ее в июле и сентябре. В 2004 – 2005 гг., характеризовавшимся, по сравнению с 2003 г., теплой умеренно-влажной первой половиной лета и ранним паводком, наблюдался всплеск плотности населения ногохвосток на вершине гривы и межгрядном понижении во все сроки отбора с пиком численности в июне (2004 г.), в мае (2005 г.). Исключением явилась луговая (лесная) почва, где наибольшая плотность ногохвосток отмечена в июле (2004 г.), в июне (2005 г.).

Известно, что сообщества коллембол и гамазовых клещей хорошо адаптированы к периодическим паводкам (Russell et al., 2002; Griegel, 2005). Несмотря даже на сильное наводнение, они быстро восстанавливают свою плотность, особенно такой эврибионтный вид, как *F. quadrioculata*. Из рисунка, именно этот вид обуславливает высокую численность сообществ микроартропод на уч. П₁ и П₂ в послепаводковый период 2004 – 2005 гг. Для участков П₁ и П₂ характерны, как правило, два подъёма численности коллембол: весной и осенью, при большей выраженности первого, что согласуется с данными литературы (Стебаева, 1991). Постоянная обводнённость почвы глубокого межгрядного понижения (П₃) обусловила резкое отличие данного участка от первых двух по характеру динамических процессов, определяющих изменения плотности доминирующих видов в сообществе микроартропод (см. рисунок). Таким образом, сезонная динамика коллембол в различных типах аллювиальных почв пойменных лесов находится в прямой зависимости от режима обводнения поймы и уровня залегания почвенно-грунтовых вод.

В почвах пойменных лесов, существенно отличающихся по экологическим условиям от подзолистых почв, формирующихся на водоразделах, складываются несколько иные комплексы коллембол. В условиях изученных ключевых участков большинство показателей, характеризующих сообщества коллембол в пойменных лесах, оказались весьма нестабильными (вариативными). Они изменялись по годам наблюдений более, чем в 2 раза (табл. 2). На вершине гривы (уч. П₁) такие показатели, как доля доминантов, общая численность, индексы Шеннона и выравненность варьировали в меньшей степени по сравнению с другими участками (П₂ и П₃). В межгрядном понижении (уч. П₃) население коллембол характеризовалось незначительной амплитудой изменения спектра жизненных форм.

Таблица 2

Кратность варьирования некоторых статистических и экологических показателей, характеризующих сообщества почвообитающих коллембол в пойменных лесах

Показатель	Ключевой участок		
	П ₁	П ₂	П ₃
Доля основных доминантов по численности	3–298	3–27	7–193
Доля основных жизненных форм по численности	2–20	2–23	3–7
поверхностно-обитающей	20	23	7
гемиздафической	2	2	4
эуздафической	5	5	3
Общая численность	13.9	19.7	17.1
Индекс Шеннона	2.3	3.0	2.5
Выравненность	1.8	3.0	2.0
Количество видов в серии	2.9	1.7	2.0

Примечание. Для основных доминантов и жизненных форм указан диапазон признаков колебаний.

Проведенные исследования показали, что в пойменных ландшафтах поверхностно-обитающие виды (*I. viridis*, *D. hiemalis* и другие) являются наиболее лабильной частью комплекса коллембол, чутко реагирующей на изменения внешних

условий биотопов. Гемии- и эуэдафические виды (*F. quadrioculata*, *I. minor*, *F. fimetarioides*), как правило, составляют устойчивое по годам ядро группировок, что позволяет отнести их к стабильной части комплекса коллембол в пойменных лесах таёжной зоны. Кратность варьирования данного показателя для этих групп составляет 2 – 5 раз, для поверхностно-обитающей – 7 – 23 раза (см. табл. 2). Для лесных экосистем в условиях субконтинентального климата отмечена аналогичная картина (Кузнецова, 2005).

На всех исследованных участках плотность популяций доминирующих видов, усредненная по данным за три года наблюдений, отличается незначительно, хотя варьирует в десятки, а некоторых – в сотни раз (табл. 3). Тем не менее, популяции доминирующих видов относятся ко второму классу с умеренной вариабельностью. Исключение составили виды *F. quadrioculata*, для которого характерны слабые флуктуации, и *F. kuznetsovae*, зарегистрированный в межгивном понижении (уч. П₃), для которого, наоборот, отмечена сильная флуктуация ($V > 200\%$). В целом этот участок отличается максимальным размахом варьирования доминирующих видов и сильно агрегированным пространственным распределением ногохвосток (индекс Лексиса варьирует от 2 до 10). На вершине гряды и выровненном участке поймы распределение коллембол в различные сроки отбора умеренно агрегированное (индекс Лексиса варьирует от 1.4 до 6.4), а флуктуации численности близки к слабым. Однако оценка вариабельности по индексу стабильности дает иные результаты. Наиболее стабильной по этому показателю является динамика численности *F. fimetarioides*, наименее – двух других доминантов (см. табл. 3). Этот результат объясняется тем, что данный индекс оценивает колебания абсолютных значений численности. Так, плотность колебаний популяций *F. quadrioculata* и *I. minor* колеблется сильнее, чем у *F. fimetarioides*, что и отразилось на более низких значениях индекса стабильности. Аналогичная картина отмечена и для показателей общей численности.

Таблица 3

Статистические параметры динамики плотности доминирующих видов коллембол в почвах пойменных лесов

Вид	Параметр			
	$N \pm 2m$	$min - max$	Is	V
1	2	3	4	5
Вершина гряды (участок П ₁)				
<i>Folsomia quadrioculata</i>	16.4±1.6	4.6–45.0	1.13	83
<i>Isotomiella minor</i>	6.2±1.3	0.2–40.0	1.04	177
<i>Folsomia fimetarioides</i>	3.8±0.5	< 0.1–13.3	0.64	115
Плотность, тыс. экз./м ²	36.0±6.6	6.2–86.2	1.44	77
Выровненный участок поймы (участок П ₂)				
<i>Folsomia quadrioculata</i>	19.9±2.0	2.1–50.7	1.22	83
<i>Isotomiella minor</i>	7.4±1.5	0.3–40.6	1.07	159
<i>Folsomia fimetarioides</i>	2.5±0.3	0–8.0	0.43	109
Плотность, тыс. экз./м ²	37.5±7.7	4.9–96.7	1.47	79

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5
Межгивное понижение (участок П ₃)				
<i>Folsomia quadrioculata</i>	4.4±0.5	0–10.7	0.57	84
<i>Isotomiella minor</i>	9.1±2.2	< 0.1–58.7	1.23	187
<i>Folsomia kuznetsovae</i>	3.8±1.0	0–26.9	0.89	205
Плотность, тыс. экз./м ²	24.3±6.0	4.4–75.5	1.37	96

Примечание. N – средняя плотность популяции, тыс. экз./м²; $2m$ – двойная ошибка средней; $min - max$ – диапазон варьирования среднегодовой плотности популяций, тыс. экз./м²; I_S – индекс стабильности, V – коэффициент вариации, %.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в пойменном берёзово-осиновом лесу, расположенном в центральной части пойменной террасы р. Сысола, формируются умеренно флуктуирующие сообщества коллембол, отличающиеся от стабильных по амплитуде варьирования, прежде всего, спектров доминантов и жизненных форм. Структуру такого населения, с одной стороны, отличает расширенный набор потенциальных доминантов, с другой – более высокая доля редких и малочисленных видов. Колебания плотности населения высоки. Вариабельность численности поверхностно-обитающих видов выражена сильнее по сравнению с геми- и эуэдафическими видами. В целом флуктуирующий тип сообщества коллембол хорошо отражает естественную циклику экологических параметров среды.

Авторы благодарны М. Б. Потапову за помощь в определении коллембол, С. В. Дегтевой, А. А. Колесниковой, Г. Л. Накул, Ю. А. Виноградовой за всестороннюю поддержку.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН № 23 «Биологическое разнообразие» в рамках темы «Выявление закономерностей формирования биоразнообразия, взаимосвязей макро- и микроорганизмов и их роли в трансформации органического вещества в почвах пойменных лесов Европейского северо-востока».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Второв П. П., Мартынова Е. Ф. Динамика сообщества коллембол. (Биомасса и численность под тьян-шанской елью). Фрунзе : Илим, 1974. 92 с.

Добровольский Г. В. Генезис, эволюция и охрана почвенного покрова пойм Нечерноземной зоны РСФСР // Научные основы оптимизации и воспроизводства плодородия аллювиальных почв Нечерноземной зоны РСФСР / Почвенный ин-т им. В. В. Докучаева. М., 1991. С. 3 – 14.

Евдокимова Г. А., Зенкова И. В., Переверзев В. Н. Биодинамика процессов трансформации органического вещества в почвах Северной Фенноскандии. Апатиты : Изд-во Кольск. науч. центра РАН, 2002. 154 с.

Классификация и диагностика почв СССР. М. : Колос, 1977. 224 с.

Кузнецова Н. А. Организация сообществ почвообитающих коллембол. М. : Изд-во «Прометей» Моск. пед. гос. ун-та, 2005. 244 с.

Кузнецова Н. А. Многолетняя динамика популяций коллембол в лесной и производной экосистемах // Зоол. журн. 2007. Т. 86, № 1. С. 30 – 43.

- Кузнецова Н. А., Бабенко А. Б. Многолетняя динамика численности коллембол в ель-нике-зеленомошнике // Фауна и экология ногохвосток. М. : Наука, 1984. С. 57 – 67.
- Кузнецова Н. А., Крестянинова А. И. Динамика сообществ ногохвосток (Collembola) в гидрологическом ряду южно-таежных сосняков // Зоол. журн. 1998. Т. 77, № 9. С. 1009 – 1020.
- Разнообразие микро- и мезофауны в аллювиальных лесных почвах средней тайги (на примере долины р. Сысола) / Коми науч. центр УрО РАН. Сыктывкар, 2005. Вып. 479. 40 с.
- Регуляторная роль почвы в функционировании таежных экосистем / отв. ред. Г. В. Добровольский. М. : Наука, 2002. 364 с.
- Стебаева С. К. Жизненные формы ногохвосток (Collembola) // Зоол. журн. 1970. Т. 49, № 10. С. 1437 – 1455.
- Стебаева С. К. Структура и динамика сообществ коллембол // Микроартроподы, почвы, растительность в условиях пульсирующего увлажнения (на примере Карасукской равнины). Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1991. С. 104 – 153.
- Таскаева А. А. Колемболы (Collembola) пойменных сообществ таежной зоны Республики Коми // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 9. С. 1055 – 1063.
- Чернова Н. М. Основные особенности структуры и динамики популяций почвенных ногохвосток (Collembola) // Экология популяций. М. : Наука, 1991. С. 22 – 35.
- Chernova N. M., Kuznetsova N. A. Collembola community organization and its temporal predictability // Pedobiologia. 2000. Bd. 44. S. 451 – 466.
- Connell J. H., Sousa W. P. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence // American Naturalist. 1983. Vol. 121. P. 789 – 824.
- Ferguson S., Joly D. Dynamics of springtails and mite populations: the role of density dependence, predation, and weather // Ecological Entomology. 2002. Vol. 27. P. 565 – 573.
- Griegel A. Effects of the summer flood from 1997 of the Collembolan and Gamasida fauna in floodplains of the Lower Oder Valley // Floodplains : hydrology, soils, fauna and their interactions / Staatliches Museum für Naturkunde. Görlitz, 2005. P. 28.
- Hägvar S. Instability in small, isolated microarthropod communities // Bul. Entomol. Pologne. 1995. Vol. 64. P. 123 – 133.
- Hopkin S. Biology of the Springtails (Insecta : Collembola). Oxford : Oxford Univ. Press, 1997. 330 p.
- Kaczmarek M. Long-term changes of the Collembola community at the Kampinos Forest // Polskie Pismo Entomologiczne. 1995. Vol. 64. P. 341 – 356.
- Russell D., Schick H., Nahrig D. Reactions of soil Collembola communities to inundation in floodplain ecosystems of the Upper Rhine Valley // Wetlands in Central Europe: soil organisms, soil ecological processes and trace gas emissions / eds. G. Broll, W. Merbach, E.-M. Pfeiffer. Görlitz : Springer, 2002. P. 35 – 70.
- Schaefer M. Interspecific interactions in the soil community // Acta Zool. Fennica. 1995. Vol. 196. P. 101 – 106.
- Takeda H. Dynamics and maintenance of Collembolan community structure in a forest soil system // Res. Popul. Ecol. 1987. Vol. 29. P. 291-346.
- Wolters V. Long-term dynamics of a collembolan community // Applied Soil Ecology. 1998. Vol. 9. P. 221 – 227.