

## Вертикальное распределение Collembola, Lumbricidae и Elateridae в аллювиальных почвах пойменных лесов

А. А. КОЛЕСНИКОВА, А. А. ТАСКАЕВА, Е. М. ЛАПТЕВА, С. В. ДЕГТЕВА

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

### АННОТАЦИЯ

Оценены видовой состав, численность и вертикальное распределение Collembola (53), Lumbricidae (6) и Elateridae (12 видов) в аллювиальных почвах среднетаежных пойменных лесов. Показана роль отдельных видов в формировании сообществ беспозвоночных в различных биотопах, выявлены виды, адаптированные к условиям повышенной влажности. Отмечена предпочтительность в заселении беспозвоночными почв повышенных элементов пойменного рельефа. Выявлен эффект относительного “углубления” группировок коллембол и дождевых червей в переувлажненных почвах межгрядных понижений.

**Ключевые слова:** коллемболы, дождевые черви, щелкуны (проволочники), состав, вертикальное распределение, аллювиальные почвы, пойменные леса.

В настоящее время изучение фауны пойменных ландшафтов в России и европейских странах направлено на определение закономерностей динамики численности популяций почвообитающих организмов в зависимости от паводкового режима и выявление адаптаций беспозвоночных к дефициту и избытку влаги [1–3]. Формирование адаптаций беспозвоночных к жизни на суше – направленный эволюционный процесс, основные закономерности которого сформулированы М. С. Гиляровым [4]. Реализация адаптаций к тем или иным условиям среды специфична в разных таксономических группах. Беспозвоночные – обитатели аллювиальных пойменных почв – вырабатывают различные стратегии выживания в периоды повышения уровня грунтовых вод: одни беспозвоночные совершают вертикальные и горизонтальные миграции, другие избегают затопляемых участков, третьи впадают в анабиоз [5, 6].

Вертикальное распределение беспозвоночных по профилю почвы связано со спецификой экологических условий, складывающихся в различных генетических горизонтах. В степных биотопах значительная часть коллембол концентрируется в верхних горизонтах [7]. В периоды максимального увлажнения почв (весна, осень) основная масса крупных беспозвоночных также сосредоточена в поверхностном гумусированном слое. Летом в связи с дефицитом влаги отмечается миграция ряда беспозвоночных в более глубокие (10–30 см) слои почвы [8]. В таежных экосистемах основным местообитанием коллембол и крупных беспозвоночных являются горизонты лесной подстилки и верхний пятисантиметровый слой минеральной толщи почвы, залегающий непосредственно под подстилкой [9–11]. Дождевые черви и проволочники заселяют преимущественно слой свежего опада и ферментативный слой лесной подстилки,

где происходит трансформация растительных и животных остатков. Глубже (преимущественно на глубине распространения корней кустарничковой и травянистой растительности) встречаются только единичные представители всех сапрофильных групп, в том числе личинки щелкунов и неполовозрелые особи дождевых червей [11]. В сосновых лесах весной при прогревании верхнего слоя почвы до плюс 8–9 °С наблюдается активная миграция беспозвоночных в лесную подстилку из более холодных нижних почвенных горизонтов. Иссущение лесной подстилки почв ксеро- и ксеромезофитных сосняков в летний период обуславливает обратный процесс – миграцию хищников и сапрофагов в более глубокие и влажные почвенные горизонты (мигрирует от 30 до 100 % особей). В мезо- и мезогигрофитных насаждениях, почва которых содержит достаточное количество влаги и защищена от высыхания мощной оторфованной подстилкой, вертикальные перемещения сапрофагов незначительны: мигрирует всего 10–12 % особей [12]. В тундровых почвах наиболее заселены беспозвоночными самые верхние горизонты (1–3 см от поверхности почвы) и зона контакта нижней части моховой дернины с минеральной частью почвы. Поверхностное распределение беспозвоночных (в слое 0–5 см) лучше выражено в хорошо прогреваемых пятнах голого грунта. Значительно глубже проникают беспозвоночные только в почвах дренированных склонов, развитых под травянистой растительностью. В более глубоких горизонтах тундровых почв возрастание численности беспозвоночных может быть связано с процессами криотурбации, благодаря которым происходит формирование прослоек органического вещества в минеральной толще почвы [13]. В почвах пойменных лугов основная масса крупных беспозвоночных (около 80 %) концентрируется на глубине 0–10 см от поверхности почвы, глубже 20 см встречаются, как правило, только единичные экземпляры дождевых червей [14, 15].

Цель работы – выявление особенностей вертикального распределения коллембол (*Collembola*), дождевых червей (*Lumbricidae*) и личинок щелкунов (*Elateridae*) в аллювиальных лесных почвах таежной зоны.

Исследования проводили в 2004–2005 гг. в центральной части пойменной террасы долины р. Сысола (приток р. Вычегда) в спелом березово-осиновом лесу (Республика Коми, средняя тайга). Для изучения вертикального распределения почвенной фауны выделены три ключевых участка: П-1 – вершина гривы, почва дерново-лесная (высокий уровень поймы); П-2 – плоская невысокая грива, почва лугово-лесная (средний уровень поймы); П-3 – глубокое межгривное понижение, почва лугово-болотная лесная (низкий уровень поймы). Уровень залегания грунтовых вод в меженный период (в зависимости от погодных условий и паводкового режима) меняется от 2–2,5 м на участке П-1 до 0,4–0,8 м на участке П-3. Таким образом, выделенные участки образуют естественный экологический ряд по степени нарастания увлажненности аллювиальных почв.

Для учета численности коллембол, дождевых червей и проволочников на каждом участке отбирали почвенные пробы площадью 0,0025 (192 пробы) и 0,0625 м<sup>2</sup> (240 проб) в течение вегетационного периода 2004–2005 гг. ежемесячно с июня по сентябрь. При послойном отборе проб [16] учитывали мощность лесной подстилки (0–3(5) см), гумусово-аккумулятивного А1 (3(5)–20 см) и переходного АВ (20–40 см) горизонтов. Выгонку коллембол (всего экстрагировано около 40 тыс. экз.) производили в воронках Берлезе – Тульгрена. Для видовой идентификации готовили тотальные препараты ногохвосток в жидкости Фора–Берлезе. Дождевых червей (160 экз.) и проволочников (150 экз.) фиксировали в 70 %-м этиловом спирте.

Вычисляли среднюю плотность населения животных ( $N$ , экз./м<sup>2</sup>) и относительную долю ( $P$ , %) видов [17]. Доля вида, выраженная в процентах, аналогична “индексу доминирования” В. Н. Беклемишева [18]. За основу выделения классов доминирования принята шкала Энгельмана [19]. Вертикальное распределение беспозвоночных оценивали в соответствии с расчетным коэффициентом:

$$K = \frac{N_0}{N_1},$$

где  $N_0$  – численность в подстилке (горизонт А0);  $N_1$  – численность в гумусово-аккумулятивном горизонте А1.

При оценке степени сходства между группировками почвенных беспозвоночных использовали индекс Чекановского – Сьеренсена ( $I_{Ch-S}$ ) для качественных данных. Математическую обработку данных проводили с помощью стандартного пакета Microsoft Excel 2003 и Statistica 5.0.

Одновременно при отборе почвенных проб в полевых условиях измеряли температуру почвы в соответствующих горизонтах с помощью электронного транзисторного цифрового термометра ТЭН-Ц11 и отбирали пробы для проведения физико-химических анализов. Влажность почв определяли весовым методом [20], рН – потенциометрически в водной суспензии при соотношении почва : вода 1 : 2,5 для минеральных и 1 : 25 для органических горизонтов, содержание органического углерода ( $C_{орг}$ ) – на СНNS-О анализаторе EA-1110 (Carlo Erba).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время пойменные леса в долинах таежных рек (Вычегда и Сысола) сохранились в виде небольших по площади массивов. Основная часть пойменных террас занята сенокосными и пастбищными угодьями. Отличительной особенностью осиново-березового леса в долине р. Сысола является наличие хорошо развитого, богатого по видовому составу подлеска. Сомкнутость кустов в отдельных случаях достигает 0,6–0,8. Наиболее постоянные и обильные компоненты подлеска – *Rosa acicularis*, *R. majalis*, *Frangula alnus*. В покрове пойменного листовенного леса господствуют влаголюбивые травы. Наиболее ценотически значимые виды травяного яруса – *Rubus saxatilis* и *Carex cespitosa*. Высоким постоянством характеризуются также *Galium physocarpum*, *Lysimachia vulgaris*, *Ranunculus auricomus*, *Hylothelephium triphyllum*, *Moehringia lateriflora*, однако значительных градаций обилия перечисленные виды достигают редко. Длительное затопление, наличие мощного опада листовенных деревьев и травянистых растений угнетают развитие мохового покрова, общее проективное

покрытие которого редко превышает 5 %. Наиболее постоянный и обильный компонент напочвенного покрова в пойменных мелколиственных лесах – *Climacium dendroides* [21].

Под пологом осиново-березового леса в зависимости от положения в рельефе формируются различные типы и подтипы аллювиальных лесных почв. Их детальная характеристика дана ранее [21]. Специфической особенностью аллювиальных почв пойменных лесов в таежной зоне является наличие хорошо выраженной маломощной (3–5 см) грубогумусной лесной подстилки (горизонт А0), представленной опадом березы и осины, под которой залегает гумусово-аккумулятивный горизонт А1 мощностью 15–20 см. Почвы кислые, не насыщены основаниями, с резко убывающим профильным распределением органического углерода: ниже 25 см содержание органического углерода составляет менее 1 %. В направлении от дерново-лесной почвы вершины гривы (П-1) к лугово-болотной лесной почве межгривного понижения (П-3) наблюдаются снижение степени прогреваемости верхних горизонтов, возрастание влажности, повышение кислотности лесных подстилок и содержания органического вещества в гумусово-аккумулятивном горизонте (табл. 1).

**Состав, массовые виды и вертикальное распределение коллембол.** Коллемболы заселяют верхние горизонты аллювиальных лесных почв долины р. Сысола, глубже 20 см они не встречаются. В совокупности в исследованных биотопах зарегистрировано 53 вида коллембол из 36 родов и 11 семейств. На участке П-1 выявлено 45 видов, П-2 – 35, П-3 – 39 видов коллембол. По количеству видов преобладают семейства Isotomidae (18), Neanuridae (10), Onychiuridae (6), Hymenogastruridae (5) и Entomobryidae (4). Остальные семейства представлены одним-двумя видами.

Максимальное видовое разнообразие коллембол (32–38 видов) приурочено к горизонтам лесных подстилок, минеральную толщу аллювиальных почв заселяют от 22 до 30 видов. Причем гумусово-аккумулятивные горизонты (А1) крайних по условиям увлажнения участков (П-1 и П-3) характеризуются более богатым видовым составом по сравнению с участком П-2 (см. табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Некоторые показатели физико-химического состояния почв и число видов беспозвоночных в лесной подстилке (А0) и гумусово-аккумулятивном горизонте (А1) ключевых участков

Параметр	Участок, горизонт почвы					
	Вершина гряды П-1		Выровненный участок поймы П-2		Межгрядное понижение П-3	
	А0	А1	А0	А1	А0	А1
Влажность почвы, % ПВ	25–67 48	21–39 30	32–72 51	24–40 32	30–100 57	30–100 47
Температура почвы, °С	10,2–21,3 15,5	10,7–19,5 14,1	9,8–19,5 14,6	10,7–18,2 13,6	9,2–19,4 14,2	9,2–17,2 13,3
Кислотность почвы, ед. рН	4,4–5,1 4,8	4,3–4,9 4,6	4,6–5,2 4,9	4,6–4,7 4,6	4,3–5,0 4,6	4,5–4,7 4,6
Содержание C <sub>орг</sub> , %	13,2–34,3 23,1	2,4–5,0 3,5	14,0–32,7 23,7	2,6–5,1 4,1	13,8–43,0 21,6	3,8–6,5 5,0
Коллемболы, количество видов	9–21 38	5–23 30	11–19 32	6–13 22	11–20 32	10–14 30
Лямблициды, количество видов	0–3 3	0–1 1	0–44 4	0–3 3	0–2 2	0–1 1
Щелкуны, количество видов	0–6 11	0–5 10	0–5 8	0–4 6	0–1 1	0–1 1

П р и м е ч а н и е. ПВ – полная влагоемкость; в числителе – пределы варьирования по датам отбора, в знаменателе – среднее значение или зарегистрированное число видов.

Плотность населения ногохвосток варьирует по срокам отбора в широких пределах в зависимости от типа почвы, экологических условий биотопа и погодных условий года (табл. 2). В почвах авто- и полугидроморфного ряда (участки П-1 и П-2) основная масса ногохвосток сосредоточена, как правило, в лесных подстилках (63–82 %). В гидроморфных условиях (участок П-3) при существенно меньшей численности коллембол наблюдается более равномерное их распределение по горизонтам (в гор. А0 сосредоточено 41–58 % населения ногохвосток). Исключением стал август 2005 г., когда в лесной подстилке лугово-болотной лесной почвы зарегистрировали 79 % общего количества ногохвосток.

Группировки коллембол в изученных биотопах фаунистически весьма схожи ( $I_{Ch-s} = 0,73–0,82$ ). Во всех почвах доминируют лесные виды *Folsomia quadrioculata* и *Isotomiella minor*, причем доля последнего увеличивается по мере возрастания влажности почвы. В наиболее гидроморфных условиях (П-3) высокого уровня обилия достигают виды: *Folsomia kuznetsovae*, отсутствующий на участках П-1 и П-2, *Anurida elli psoides* и *Folsomia manolachei* (табл. 3).

*Isotomiella minor* равномерно заселяет верхние горизонты аллювиальных лесных почв с постепенным смещением общей численности в горизонт лесной подстилки по мере возрастания влажности (см. табл. 3). *Folsomia quadrioculata* концентрируется преимущественно в лесных подстилках авто- (П-1) и полугидроморфных (П-2) почв (50–63 %), тогда как в условиях переувлажнения (П-3) при общей меньшей численности он более равномерно распределен по горизонтам почвы (см. табл. 3). Иной тип вертикального распределения демонстрируют *Folsomia fimetarioides* и *Protaphorura boedvarssonii*, предпочитающие гумусово-аккумулятивные горизонты. *Ceratophysella denticulata* и *Xenyllodes armatus* явно предпочитают сухие местообитания: максимум их численности приходится на участок П-1, а в почвах полу- и гидроморфного ряда (П-2 и П-3) они сосредоточены в основном в горизонте А0.

**Состав и вертикальное распределение дождевых червей.** Дождевые черви в аллювиальных лесных почвах долины р. Сысола заселяют в основном подстилку и гумусово-аккумулятивный горизонт; за весь период

## Вертикальное распределение почвенных беспозвоночных на ключевых участках

Участок	Горизонт почвы	2004 г.				2005 г.			
		Июнь	Июль	Сентябрь	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
		<i>Коллемболы, тыс. экз./м<sup>2</sup></i>							
П-1, вершина гривы	А0	36,0 ± 9,2	45,4 ± 8,3	31,9 ± 11,7	54,0 ± 11,8	20,4 ± 2,6	20,5 ± 5,8	30,5 ± 4,6	17,0 ± 2,8
	А1	50,2 ± 5,0	29,3 ± 15,1	12,5 ± 7,6	19,0 ± 1,4	8,5 ± 2,6	1,4 ± 0,4	3,7 ± 1,7	3,9 ± 0,7
	<b>К</b>	<b>0,7</b>	<b>1,5</b>	<b>2,5</b>	<b>2,8</b>	<b>2,4</b>	<b>14,8</b>	<b>8,1</b>	<b>4,4</b>
П-2, выровненный участок	А0	18,3 ± 6,3	55,4 ± 16,5	16,9 ± 4,0	44,9 ± 4,8	67,8 ± 14,9	32,1 ± 7,6	43,1 ± 12,2	29,1 ± 4,8
	А1	3,2 ± 0,1	12,0 ± 1,8	0,6 ± 0,01	22,0 ± 5,0	29,0 ± 7,2	6,6 ± 2,2	4,4 ± 1,7	6,5 ± 2,0
	<b>К</b>	<b>5,6</b>	<b>4,6</b>	<b>26,3</b>	<b>2,0</b>	<b>2,3</b>	<b>3,9</b>	<b>12,2</b>	<b>4,5</b>
П-3, межгрядное понижение	А0	30,0 ± 10,0	6,4 ± 1,3	2,0 ± 0,1	75,5 ± 16,3	15,7 ± 3,2	10,1 ± 3,4	16,2 ± 2,2	8,2 ± 1,3
	А1	34,0 ± 12,3	6,2 ± 1,4	2,9 ± 0,01	*	11,5 ± 2,9	7,9 ± 2,1	4,3 ± 1,6	6,2 ± 1,2
	<b>К</b>	<b>0,9</b>	<b>1,0</b>	<b>0,7</b>	*	<b>1,4</b>	<b>1,3</b>	<b>3,7</b>	<b>1,3</b>
		<i>Дождевые черви, экз./м<sup>2</sup></i>							
П-1, вершина гривы	А0	-	1,6 ± 0,10	28,8 ± 0,33	3,2 ± 0,2	4,8 ± 0,15	4,8 ± 0,15	14,4 ± 0,23	3,2 ± 0,13
	А1	-	3,2 ± 0,13	-	-	-	-	-	-
	<b>К</b>	-	<b>0,5</b>	-	-	-	-	-	-
П-2, выровненный участок	А0	-	1,6 ± 0,10	22,4 ± 0,36	6,4 ± 0,16	1,6 ± 0,10	-	1,6 ± 0,10	1,6 ± 0,10
	А1	1,6 ± 0,10	3,2 ± 0,13	1,6 ± 0,10	1,6 ± 0,1	-	-	-	-
	<b>К</b>	<b>0</b>	<b>0,5</b>	<b>14</b>	<b>4</b>	-	-	-	-
П-3, межгрядное понижение	А0	-	3,2 ± 0,13	8 ± 0,22	3,2 ± 0,13	12,8 ± 0,24	11,2 ± 0,26	-	6,4 ± 0,22
	А1	-	3,2 ± 0,20	9,6 ± 0,22	-	-	16 ± 0,30	1,6 ± 0,10	6,4 ± 0,16
	<b>К</b>	-	<b>1</b>	<b>0,8</b>	-	-	<b>0,7</b>	<b>0</b>	<b>1</b>
		<i>Щелкуньи, экз./м<sup>2</sup></i>							
П-1, вершина гривы	А0	20,8 ± 0,21	4,8 ± 0,15	1,6 ± 0,10	25,6 ± 0,34	19,2 ± 0,32	14,4 ± 0,18	3,2 ± 0,13	-
	А1	14,4 ± 0,10	6,4 ± 0,16	3,2 ± 0,20	1,6 ± 0,10	8 ± 0,22	4,8 ± 0,15	1,6 ± 0,10	-
	<b>К</b>	<b>1,4</b>	<b>0,8</b>	<b>0,5</b>	<b>16</b>	<b>2,4</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	-
П-2, выровненный участок	А0	-	-	6,4 ± 0,16	3,2 ± 0,13	6,4 ± 0,16	9,6 ± 0,16	1,6 ± 0,10	-
	А1	14,4 ± 0,10	6,4 ± 0,16	-	11,2 ± 0,26	6,4 ± 0,27	1,6 ± 0,10	-	-
	<b>К</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	-	<b>0,3</b>	<b>1</b>	<b>6</b>	-	-
П-3, межгрядное понижение	А0	-	4,8 ± 0,21	-	4,8 ± 0,15	-	1,6 ± 0,10	-	-
	А1	-	1,6 ± 0,10	-	*	-	-	-	-
	<b>К</b>	-	<b>3</b>	-	*	-	-	-	-

П р и м е ч а н и е. К – коэффициент вертикального распределения беспозвоночных, прочерк – беспозвоночные в этот период не обнаружены, \* – пробы не отбирали.

Обилие (%) массовых видов коллембол на ключевых участках

Вид	П-1		П-2		П-3	
	A0	A1	A0	A1	A0	A1
<i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg, 1871)	50,9	21,3	62,8	20,6	17,8	23,4
<i>Isotomiella minor</i> (Schaffer, 1896)	12,6	34,5	14,7	32,9	25,6	15,3
<i>Folsomia fimetarioides</i> (Axelson, 1903)	7,8	24,0	6,6	24,2	1,0	12,2
<i>Protaphorura boedvarssoni</i> Pomorski, 1993	6,3	9,4	5,8	12,3	0,9	1,6
<i>Folsomia manolachei</i> Bagnall, 1939 sensu Deharveng, 1982	2,3	1,2	0,6	0,3	9,5	8,7
<i>Xenyllodes armatus</i> (Axelson, 1903)	5,3	2,3	0,4	0,1	2,0	1,4
<i>Ceratophysella denticulata</i> (Bagnall, 1941)	4,8	3,6	0,6	1,0	2,0	1,0
<i>Anurida ellipsoides</i> Stach, 1949	+	+	0,2	–	9,1	6,2
<i>Folsomia kuznetsovae</i> Potapov et Taskaeva, 2009	–	–	–	–	16,2	12,2
Остальные виды	10,0	3,6	8,3	8,6	16,0	18,1

П р и м е ч а н и е. Плюс означает, что доля вида менее 0,1 %.

отбора проб только дважды (в июле и сентябре 2004 г.) они встречены на глубине ниже 20 см от поверхности почвы. На участке П-1 черви преимущественно сосредоточены в горизонте A0, на участках П-2 и П-3 они наряду с лесной подстилкой заселяют минеральный горизонт A1 (см. табл. 2).

Комплекс люмбрицид в аллювиальных лесных почвах представлен шестью видами из родов *Lumbricus*, *Eisenia*, *Dendrobaena*, *Aporrectodea*, *Octolasion*. На участке П-1 в значительном количестве отмечены подстилочный вид *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826), а также представители почвенно-подстилочной группы *Eisenia nordenskioldi* (Eisen, 1873) и *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843. Реже встречается обитатель средних горизонтов почвы *Aporrectodea rosea* (Savigny, 1826).

В почве участка П-2 видовой состав червей более разнообразен (см. табл. 1). Здесь отмечено шесть видов, характерных для аллювиальных лесных почв. Доминируют те же виды, что и на участке П-1. Почвенные виды *A. rosea* (Savigny, 1826) и *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826) отмечены в горизонте A1 в июле и сентябре 2004 г., в горизонте A0 – в сентябре 2004 г. Гигрофильный вид *Octolasion lacteum* (Orley, 1885) зарегистрирован в горизонте A1 в начале вегетационного периода (июнь 2004 г. и май 2005 г.), в горизонте A0 – в сентябре.

В почве переувлажненных местообитаний (П-3) господствуют мелкие черви вида *O. lac-*

*teum*. В периоды иссушения верхних горизонтов в подстилке появляется *L. rubellus*.

Участки П-1 и П-2 характеризуются благоприятными условиями для обитания дождевых червей, поэтому здесь сообщества люмбрицид близки по составу ( $I_{CH-S} = 0,8$ ). Группировка люмбрицид в почве межгрядного понижения (П-3) обеднена и существенно отличается от участков П-1 ( $I_{CH-S} = 0,33$ ) и П-2 ( $I_{CH-S} = 0,25$ ).

**Состав и вертикальное распределение щелкунов.** Личинки щелкунов глубже 20 см от поверхности почвы встречаются нечасто, нами они найдены в горизонте АВ дерново-лесной почвы в июне 2004 г. В почвах пойменных лесов семейство щелкунов представлено 12 видами, из них четыре относятся к роду *Selatosomus*.

Максимальным видовым разнообразием характеризуется почва участка П-1: здесь зарегистрировано 11 видов щелкунов (см. табл. 1). Доминируют мезофилы *Selatosomus impressus*, *Dalopius marginatus* и гигромезофил *Agriotes obscurus* (табл. 4). На участке П-2 отмечено восемь видов щелкунов, высокое относительное обилие *S. impressus* и *D. marginatus*. К группе доминантов относятся также мезогигрофилы *Oedostethus tenuicornis* и *Oedostethus quadripustulatus*, ксеромезофилы *Hypnoidus rivularius* и *Aplotarsus incanus* – в подстилке, ксеромезофильный вид *Selatosomus melancholicus* – в горизонте A1. В гидроморфной почве участка П-3 отмечен только один вид проволочников – *S. impressus*.

Т а б л и ц а 4

## Обилие видов щелкунов (%) на ключевых участках

Вид	П-1		П-2		П-3	
	A0	A1	A0	A1	A0	A1
<i>Oedostethus tenuicornis</i> (Germar, 1824)	10,0	2,8	<b>10,7</b>	–	–	–
<i>Oedostethus quadripustulatus</i> (Fabricius, 1792)	–	–	<b>21,4</b>	–	–	–
<i>Athous niger</i> (Linnaeus, 1758)	6,3	2,8	–	–	–	–
<i>Hypnoidus rivularius</i> (Gyllenhal, 1808)	8,7	2,8	<b>17,9</b>	2,6	–	–
<i>Liotrichus affinis</i> (Paykull, 1800)	3,7	2,8	–	–	–	–
<i>Aplotarsus incanus</i> (Gyllenhal, 1827)	3,7	2,8	<b>14,3</b>	5,1	–	–
<i>Selatosomus impressus</i> (Fabricius, 1792)	<b>28,7</b>	<b>47,2</b>	<b>21,4</b>	<b>51,3</b>	<b>100,0</b>	<b>100,0</b>
<i>Selatosomus cruciatus</i> (Linnaeus, 1758)	1,3	2,8	3,6	7,7	–	–
<i>Selatosomus melancholicus</i> (Fabricius, 1798)	1,3	–	3,6	<b>17,9</b>	–	–
<i>Selatosomus aeneus</i> (Linnaeus, 1758)	6,3	2,8	–	–	–	–
<i>Agriotes obscurus</i> (Linnaeus, 1758)	<b>20,0</b>	<b>16,6</b>	–	–	–	–
<i>Dalopius marginatus</i> (Linnaeus, 1758)	10,0	<b>16,6</b>	7,1	<b>15,4</b>	–	–

П р и м е ч а н и е. Жирным шрифтом выделены доминирующие виды, прочерк означает, что вид отсутствует.

Группировки щелкунов на участках П-1 и П-2 фаунистически сходны ( $I_{CH-S} = 0,65$ ) и существенно отличаются от группировки проволочников на участке П-3 ( $I_{CH-S}$  соответственно 0,20 и 0,22). На вершине гряды (П-1) они относительно равномерно заселяют подстилку и гумусово-аккумулятивный горизонт (см. табл. 2).

В почве участка П-2 в первой половине лета проволочники сосредоточены преимущественно в горизонте А1, ближе к осени они постепенно перемещаются в горизонт лесной подстилки. В условиях повышенной влажности (П-3) щелкуны встречены только в отдельные сроки отбора (июль 2004 г. и май, июль 2005 г.). Глубже 20 см от поверхности почвы личинки щелкунов не встречены, нами они найдены в горизонте АВ дерново-лесной почвы в июне 2004 г.

Изучение ключевых участков в экологическом ряду увеличения влажности аллювиальных почв позволило более подробно рассмотреть изменение характера распределения беспозвоночных по профилю лесных почв, формирующихся в долинных ландшафтах средней тайги.

Коллемболы – гигрофильная группа [22], поэтому важнейшей причиной их вертикального распределения является изменение водного и температурного режимов среды [23–25]. Анализ вертикального распределения коллембол в аллювиальных почвах поймен-

ных лесов показал, что все они сосредоточены в верхних горизонтах почв, характеризующихся максимальным содержанием органического вещества (см. табл. 1), и не распространяются глубже 20 см от поверхности почвы. Доминируют в почвах пойменных лесов типичный лесной вид – *Isotomiella minor*, широко распространенный в европейской части России, и вид *Folsomia quadrioculata*, предпочитающий в Центральной Европе влажные почвы [26]. На территории лесного пояса Восточной Европы этот вид не имеет четко выраженного гигропреферендума [27]. Более того, *Folsomia manolachei*, доминирующий в гидроморфных почвах долины р. Сысола, в литературе приводится как более ксерофильный вид [28], чем *F. quadrioculata*. Ранее нами выявлено его доминирование в таких нетипичных для данного вида местообитаниях, как горные тундры [29]. На участках низкой поймы основу сообщества ногохвосток составляет вид *Folsomia kuznetsovae*, предпочитающий влажные и олиготрофные местообитания [30].

Стратификация населения коллембол в лесных почвах прежде всего зависит от толщины подстилки и порозности верхних минеральных слоев почвы [10]. В хвойных лесах основная часть ногохвосток (свыше 85 %) концентрируется в лесной подстилке, где обнаруживается практически весь видовой состав группировки [9, 31]. В минеральных

горизонтах таежных почв присутствует очень небольшая часть коллембол, поэтому обследование подстилки в хвойных лесах, занимающих водораздельные пространства, дает полное представление о фауне и населении коллембол. Как показали проведенные нами исследования, такой подход не вполне корректен при исследовании почв долинных ландшафтов. Недоучет обитателей гумусово-аккумулятивных горизонтов, располагающихся непосредственно под горизонтом лесной подстилки в почвах пойменных ландшафтов, может существенно повлиять на показатели видового разнообразия. Аналогичная картина характерна для лесных биотопов лесостепной зоны Среднего Поволжья, где отмечено активное заселение коллемболами не только органогенных (степной войлок), но и минеральных (гумусово-аккумулятивных) горизонтов [7].

Почвы рассмотренных биотопов различаются по видовому составу, численности и вертикальному распределению коллембол. Высокими показателями численности ногохвосток отличаются почвы авто- и полугидроморфного ряда, характеризующиеся наиболее благоприятными условиями для жизнедеятельности коллембол – высокой порозностью, рыхлостью и оптимальной влажностью подстилок, где сосредоточивается основная часть их населения. В межгрядном понижении в условиях близкого стояния почвенно-грунтовых вод и повышенной влажности почвы происходит относительное “углубление” группировок коллембол, о чем свидетельствует коэффициент вертикального распределения (см. табл. 2). Более равномерное распределение коллембол по профилю почвы межгрядного понижения связано с общей невысокой численностью ногохвосток, как правило, существенно меньшей, чем в почвах высокого и среднего уровня поймы. При благоприятных погодных условиях вегетационного периода, какими отличался 2005 г., характеризующийся недобором осадков и аномально высокими температурами мая, августа и сентября, минеральные горизонты всех почв в эти сроки отбора были схожи по численности ногохвосток, а в почве межгрядного понижения наметилась тенденция к смещению численности коллембол в лесную подстилку (табл. 2).

Дождевые черви в отличие от коллембол обитают не только в подстилке и гумусово-аккумулятивном горизонте аллювиальных лесных почв, но и проникают в более глубокие слои. Согласно нашим наблюдениям, ходы дождевых червей в пойменных почвах таежной зоны могут встречаться до глубины 0,8–1,2 м. Однако плотность их населения в нижних горизонтах почв незначительна. Сходная картина вертикального распределения дождевых червей выявлена и в почвах хвойных лесов, формирующихся на водоразделах [11]. В дерновых почвах лугов динамика вертикального распределения дождевых червей несколько сложнее [15].

В отношении крупных почвенных беспозвоночных расчет коэффициента вертикального распределения не во всех случаях оправдан, так как они отличаются низкой относительной численностью в сравнении с коллемболами и обладают разнообразными стратегиями выживания в изменяющихся условиях. Например, дождевые черви выработали множество адаптаций к условиям экстремального переувлажнения: миграция в более сухие стадии (на стволы деревьев), выживание в стадии коконов, которые откладываются перед паводком в связи с повышенной репродукцией червей, вертикальные миграции, специфические физиологические адаптации для выживания под водой [1].

Проведенные нами исследования показали, что в пойменных лесах таежной зоны дождевые черви предпочитают заселять почвы повышенных элементов рельефа. Эта особенность населения люмбрицид отмечалась и ранее в пойменных биотопах [5]. В почвах вершин гряд распространены: *Dendrobaena octaedra* – подстилочный вид, типичный обитатель влажных лесов, *Eisenia nordenskioldi* – почвенно-подстилочный вид, требующий для своего существования среднего увлажнения и встречающийся на возвышенных лесных участках [32], *Lumbricus rubellus* – эврито-пный почвенно-подстилочный вид, *Aporrectodea rosea* и *A. caliginosa* – “почвообразователи”, предпочитающие рыхлые и хорошо аэрируемые почвы [14]. Они заселяют преимущественно горизонты лесных подстилок.

Межгрядные понижения, несмотря на богатство лугово-болотных почв полуразложившимися растительными остатками, характе-



ризуются весьма бедным видовым составом люмбрицид. В условиях повышенной влажности способны выжить немногие виды. Эти местообитания в первую очередь заселяет *Octolasion lacteum* – специализированный гигрофильный вид, который благодаря густой подкожной сети кровеносных сосудов [33] и высокому содержанию гемоглобина в крови [34] способен жить в гидроморфных, плохо аэрируемых почвах [35]. Второй вид, который встречается в почвах межгрядного понижения, – *Lumbricus rubellus*. Его популяции весной состоят преимущественно из половозрелых особей, тогда как осенью наблюдается обратная картина [6]. Приуроченность этих двух видов к определенным почвенным горизонтам определяет вертикальное распределение дождевых червей в почве межгрядного понижения. Здесь также наблюдается относительное “углубление” дождевых червей за счет активного заселения гумусово-аккумулятивного горизонта многочисленным специализированным видом *Octolasion lacteum*.

Личинки щелкунов в аллювиальных лесных почвах распределены в тех же горизонтах, что и коллемболы, глубже 20 см от поверхности почвы они встречаются редко. Проволочникам свойственны послезимовочные миграции из нижних слоев почвы в верхние более прогретые горизонты [5]. Их развитие протекает в разнообразных условиях и средах, но в основном они требовательны к определенным условиям влажности [36]. Личинки щелкунов предпочитают хорошо дренированные почвы [36], поэтому их концентрация в почвах повышенных элементов рельефа поймы (высокий и средний уровень поймы) естественна. Здесь они заселяют преимущественно лесные подстилки с тенденцией ухода в глубь почвы в отдельные периоды (особенно в почвах среднего уровня поймы). Прогревание лесной подстилки обуславливает миграцию проволочников к поверхности почвы. В почве межгрядного понижения они встречаются редко и только в отдельные периоды, когда происходит иссушение подстилки до оптимального для их существования уровня. По мнению Крышталь [5], повышение численности проволочников в межгрядных понижениях может быть обусловлено заносом личинок паводковыми водами с повышенных

элементов рельефа в отрицательные формы. Однако, вероятно, присутствие проволочников в гидроморфных почвах объясняется особенностями биологии *Selatosomus impressus*, предпочитающего горизонт лесной подстилки в межгрядном понижении. Это единственный вид щелкунов, зарегистрированный в гидроморфных почвах. В аллювиальных почвах повышенных элементов рельефа доминируют: *Selatosomus impressus* и *Selatosomus melancholicus* – их всеядные личинки населяют лесные почвы и подстилку, зимуют личинки и имаго; *Dalopius marginatus* – его личинки всеядны, развиваются в разных типах почв и лесной подстилке, редко в сильно разложившихся древесных остатках, зимуют личинки и имаго, окукливаются в июле; *Agriotes obscurus* – его личинки преимущественно фитофаги, окукливаются в конце июля – августе [36].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В аллювиальных лесных почвах зарегистрировано 53 вида коллембол, 6 видов люмбрицид и 12 видов щелкунов. По всей видимости, такой видовой состав беспозвоночных типичен для среднетаежных пойменных лесных и луговых сообществ [16, 37].

Высокая населенность беспозвоночными почв повышенных элементов рельефа поймы обеспечивается прежде всего благоприятным водным режимом дерново- и лугово-лесных почв. Здесь для коллембол характерно сосредоточение более 60 % особей в подстилке. Дождевые черви в дерново-лесных почвах населяют подстилку, в лугово-лесных почвах в этом горизонте сосредоточено более 70 % особей люмбрицид. Щелкуны характеризуются равномерным вертикальным распределением, с тенденцией ухода в глубь почвы в отдельные периоды.

Высокий уровень залегания почвенно-грунтовых вод в межгрядных понижениях обуславливает избыточную влажность, господство анаэробных условий в лугово-болотных почвах и, как следствие, сокращение в них плотности населения беспозвоночных и изменение характера их вертикального распределения. Для переувлажненных местообитаний характерно при незначительном коли-

честве особей коллембол их более равномерное распределение между органогенным и минеральным горизонтами, что создает эффект так называемого “углубления” группировки коллембол в лугово-болотной лесной почве межгрядного понижения. Для этого типа почвы характерно аналогичное “углубление” группировки дождевых червей, что в большей степени связано со спецификой их видового состава. В почве данного биотопа встречаются только два вида дождевых червей, приспособленных к условиям повышенной влажности. Причем каждый из них четко приурочен к определенному генетическому горизонту почвы: *Lumbricus rubellus* населяет горизонт лесной подстилки, *Octolasion lacteum* – минеральный гумусово-аккумулятивный горизонт. Щелкуны в межгрядном понижении представлены только одним немногочисленным видом *Selatosomus impressus*, который явно предпочитает заселять горизонт лесной подстилки.

Вертикальное распределение беспозвоночных, развитие которых проходит в почве, является результатом действия механизмов, стабилизирующих структуру населения в аллювиальных почвах, периодически затопляемых в паводковый период.

Авторы выражают благодарность Ю. А. Виноградовой и Г. Л. Накул за всестороннюю поддержку, М. Б. Потапову за помощь в определении видового состава коллембол.

Исследования проведены при финансовой поддержке программы Президиума УрО РАН “Научные основы сохранения биоразнообразия России” (проекты: “Средообразующие функции аллювиальных почв и формирование биоразнообразия пойменных ландшафтов европейского Северо-Востока России”, “Выявление закономерностей формирования биоразнообразия; взаимосвязей макро- и микроорганизмов и их роли в трансформации органического вещества в почвах пойменных лесов европейского Северо-Востока России”), научного проекта молодых ученых и аспирантов УрО РАН по теме: “Динамика структуры и разнообразия почвенной биоты в пойменных лесах таежной зоны европейского Северо-Востока”, гранта Правительства Республики Коми и РФФИ (№ 09-04-98808 p\_север\_a) “Животное население почв пойменных экосистем европейского Севера”.

1. Kuhle J. C. Spatial patterns of distribution of earthworms in a hardwood floodplain forest // Soil zoological problems in Central Europe / eds. V. Pizl, K. Tajovsky. Ceske Budejovice, 1998. P. 125–134.
2. Adis J., Junk W. Terrestrial invertebrates inhabiting lowerland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: a review // Freshwater biology. 2002. Vol. 47. P. 711–731.
3. Fojtova H. The influence of water regime on soil-surface fauna in floodplain forest // Studies on soil fauna in Central Europe. Proceedings of the 6<sup>th</sup> Central European Workshop on soil zoology. Ceske Budejovice, 2002. P. 39–44.
4. Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М., 1949. 279 с.
5. Крышталь А.Ф. К изучению динамики энтомофауны почв и подстилки в связи с половодьем в условиях долины среднего течения р. Днепра // Зоол. журн. 1955. Т. 34, № 1. С. 120–139.
6. Klok C., Plum N. Does *Lumbricus rubellus* (Lumbricidae) adapt to flooding in wetlands by early maturation? Support from field data // Peckiana. 2008. Vol. 5. P. 41–51.
7. Шveenкова Ю. Б. Вертикальное распределение коллембол (Hexapoda, Collembola) в черноземных почвах заповедника “Приволжская лесостепь” // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 2. С. 163–171.
8. Нагуманова Н. Г. Пространственная дифференциация почвенных беспозвоночных степного Зауралья // Там же. 2007. Т. 86, № 8. С. 912–920.
9. Кузнецова Н. А., Бабенко А. Б. Многолетняя динамика численности коллембол в ельнике-зеленомошнике // Фауна и экология ногохвосток. М.: Наука, 1984. С. 57–67.
10. Чернова Н. М. Экология // Определитель коллембол фауны СССР. М.: Наука, 1988. С. 45–51.
11. Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера. СПб.: Наука. Ленингр. отд-ние, 2001. 278 с.
12. Криволицкий Д. А., Рубцова З. И. Зависимость формирования почвенной мезофауны сосняков и лиственничников от гидротермического режима почвы // Влияние гидрологического режима на структуру и функционирование биогеоценозов: тез. докл. Всесоюз. совещ. Сыктывкар, 1987. С. 130–131.
13. Чернов Ю. И., Ананьева С. И., Кузьмин Л. Л., Хаюрова Е. П. Некоторые особенности вертикального распределения беспозвоночных в почвах тундровой зоны // Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1973. Вып. 2. С. 180–186.
14. Добровольский Г. В., Гельцер Ю. А. Почвенно-фаунистические наблюдения в пойме реки Клязьмы // Вестн. Моск. ун-та, 1958. № 4. С. 81–91.
15. Стриганова Б. Р. Комплексы почвообитающих беспозвоночных в пойме среднего течения Днестра // Зоол. журн. 1968. Т. 47, № 3. С. 360–368.
16. Количественные методы в почвенной зоологии / Ю. Б. Бызова, М. С. Гиляров, В. Дунгер и др. М., 1987. 288 с.
17. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982. 288 с.

18. Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М., 1970. 502 с.
19. Engelmann H.-D. Zur dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden // *Pedobiologia*. 1978. Bd. 18. S. 378–380.
20. Вадюнина А. Ф., Корчагина З. А. Методы исследования физических свойств почв. М.: Агропромиздат, 1986. 416 с.
21. Разнообразие микро- и мезофауны в аллювиальных лесных почвах средней тайги (на примере долины р. Сысола) / Е. М. Лаптева, А. А. Колесникова, А. А. Таскаева, С. В. Дегтева, Ю. А. Виноградова. Сыктывкар, 2005. 40 с. (Науч. докл. / Коми НЦ УрО РАН. Вып. 479).
22. Гиляров М. С. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше. М.: Наука, 1970. 276 с.
23. Usher M. B. Seasonal and vertical distribution of a population of soil arthropods: Collembola // *Pedobiologia*. 1970. Vol. 10. P. 224–236.
24. Takeda H. Ecological studies of collembolan populations in a pine forest soil. 2. Vertical distribution of Collembola // *Ibid*. 1978. Vol. 18 (1). P. 22–30.
25. Verhoef H. A., van Selm A. J. Distribution and population dynamics of Collembola in relation to soil moisture // *Hol. Ecol*. 1983. P. 387–394.
26. Raschmanová N., Kovác L., Miklisová D. The effect of mesoclimate on Collembola diversity in the Zádiel Valley, Slovak Karst (Slovakia) // *Europ. Jour. of Soil Biology*. 2008. Vol. 44. P. 463–472.
27. Кузнецова Н. А. Влажность и распределение коллембол // *Зоол. журн*. 2003. Т. 82, № 2. С. 239–247.
28. Potapov M. Synopses on Palaearctic Collembola. Vol. 3. Isotomidae. Gorlitz, 2001. 601 p.
29. Таскаева А. А. Распределение коллембол (Collembola) по экологическим профилям таежной зоны европейского Северо-Востока России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2006. 22 с.
30. Potapov M. B., Taskaeva A. A. Analysis of vicarious species *Folsomia kuznetsovae* sp. n. and *F. bisetosa* Gisin (Collembola: Isotomidae) // *Russian Entomol. J*. 2009. Vol. 18 (1). P. 1–6.
31. Hågvar S. Collembola in Norwegian coniferous forest soils. II. Vertical distribution // *Pedobiologia*. 1983. Vol. 25. P. 383–401.
32. Петров В. С. Экологические группировки видов семейства Lumbricidae (Oligochaeta) в пойменных почвах // *ДАН СССР*. 1945. Т. L. С. 481–484.
33. Семенова Л. М. Морфофизиологические особенности покровов дождевых червей (Lumbricidae, Oligochaeta) в связи с их образом жизни // *Зоол. журн*. 1968. Т. 47, № 11. С. 1621–1627.
34. Byzova J. B. The dynamics of some blood idicesin earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) // *Rev. Ecol. Biol. Sol*. 1974. Vol. 11, N 3. P. 325–332.
35. Перель Т. С. Различия организации разных представителей дождевых червей (Lumbricidae, Oligochaeta) в связи с особенностями их экологии // *Адаптация почвенных животных к условиям среды*. М., 1977. С. 129–145.
36. Медведев А. А. Жуки-щелкуны / отв. ред. М. М. Долгин. СПб.: Наука. Ленингр. отд-ние, 2005. 210 с. (Фауна европейского Северо-Востока России. Жуки-щелкуны. Т. VIII, ч. 1).
37. Таскаева А. А. Коллемболы (Collembola) пойменных сообществ таежной зоны Республики Коми // *Зоол. журн*. 2009. Т. 88. № 9. С. 1055–1063.

## Vertical Distribution of Collembola, Lumbricidae and Elateridae in Alluvial Soil of Flood Plain Forests

A. A. KOLESNIKOVA, A. A. TASKAEVA, E. M. LAPTEVA, S. V. DEGTEVA

*Institute of Biology Komi Scientific Center UrB RAS  
167982, Syktyvkar, Kommunisticheskaya, 28  
E-mail: kolesnikova@ib.komisc.ru*

Species composition, number and vertical distribution of Collembola (53), Lumbricidae (6) and Elateridae (12 species) in alluvial soil of middle taiga flood plain forests were evaluated. The role of separate species in the formation of invertebrate communities in various biotopes was demonstrated, the species adapted to increased humidity conditions were revealed. Preference of invertebrates in inhabiting the soils of higher elements of flood plain relief was detected. The effect of relative deepening of the groups of collembola and earth worms in overwetted soil of interhill troughs was revealed.

**Key words:** collembolas, earth worms, snapping beetles (wireworms), composition, vertical distribution, alluvial soil, flood plain forest.