

## Население коллембол (Hexapoda, Collembola) лишайниковых консорциев нагорья Сангилен

С. К. СТЕБАЕВА, Н. В. СЕДЕЛЬНИКОВА

Институт систематики и экологии животных СО РАН  
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН  
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101

### АННОТАЦИЯ

Исследовалось население коллембол в долинных лесах нагорья Сангилен под своеобразными в биологическом отношении комплексными организмами, ранее в Сибири в этом плане не изучавшееся. Показано своеобразное расселение коллембол под определенными видами лишайников.

### ВВЕДЕНИЕ

Лишайники – древнейшая группа низших растений, с которой связаны многие группы членистоногих и в первую очередь – микроартроподы. Последние используют лишайники и как надежное убежище, и как источник пищи, так как любой лишайник представляет собой симбиоз гриба и зеленой или синезеленой водоросли, а большинство микроартропод, как известно, принадлежит к альго- или мицетофагам. Для отдельных регионов выявлены структура, разнообразие и сезонная изменчивость комплексов членистоногих, связанных с лишайниковыми консорциями, их зависимость от жизненных форм лишайников, стадий почвообразовательных сукцессий [1–3]. Для аридных районов показано формирование комплексов членистоногих и водорослей под лишайниковым покровом на вершинах останцов в Южной Туве [4], охарактеризованы комплексы коллембол в лишайниковых консорциях лесостепного Хангая, МНР [5]. Однако детального изучения населения коллембол в консорциях конкретных видов лишайников в Убсунурской котловине не проводилось.

### РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ, МЕТОДИКА

Исследования проведены в августе 1996 г. на юго-западном склоне хр. Хорумнуг-Тайга (Тува), в долинном елово-лиственничном лесу вблизи устья р. Улар, правого притока р. Эрзин, 1200 м над ур. м. По классификации лесной растительности Ю.М. Маскаева [6], такие леса относятся к остепненному разнотравно-злаковому классу серий, хвощовой группе ассоциаций. Почвы дерново-аллювиальные. Древостой смешанный: из ели (*Picea obovata*), лиственницы (*Larix sibirica*), березы мелколистной (*Betula microphylla*), ольхи (*Alnus* sp.) и тополя лавролистного (*Populus laurifolia*). Постоянные виды – *Equisetum pratense*, *Galium boreale*, *Vicia cracca* и др. Из мхов обычны *Rhytidium rugosum*, *Pleurozium schreberi*, *Hypnum splendens*.

Данный район находится в пределах недостаточно влажной субаридной антициклонической таежно-степной фации [7], со среднегодовым количеством осадков в пределах 350–500 мм и суммой температур выше 10 °С от 800 до 1500. Сходные климатические условия

характерны для пояса континентальной лесостепи Центрального Хангая [8].

Всего обследовано 16 лишайниковых консорциев на следующих субстратах: на скальных обнажениях и валунах (4), на стволах и корнях лиственниц (6), на почве (6). Ниже приводим список обследованных видов лишайников с указанием их жизненных форм и условных обозначений в таблице. **Накипные лишайники:** 1. *Lasallia rossica* Domb. – Лг. **Листоватые лишайники:** 2. *Flavopunctelia soledica* (Nyl.) Hale – Fs; 3. *Parmelia sulcata* Tayl. – Psl; 4. *Leptogium saturninum* (Dicks.) Nyl. – Ls; 5. *Physconia muscigena* (Ach.) Poelt – Pm; 6. *Peltigera canina* (L.) Willd. – Pc; 7. *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. – Hp; 8. *Hypogymnia bitteriana* (Zahlbr.) Räs. – Hb. **Кустистые лишайники:** 9. *Cladonia amaurocraea* (Flk.) Schaer. – Ca; 10. *Cladonia pyxidata* (L.) Hoffm. – Cp; 11. *Cladonia chlorophaea* (Flk.) Spreng. – Cc. В ряде случаев имело место совместное произрастание двух видов лишайников (*Parmelia sulcata* с *Hypogymnia physodes*) или лишайников со мхами (*Peltigera canina* или *Cladonia chlorophaea* с *Pleurozium schreberi* или др.).

Лишайники, растущие в комлевой части стволов лиственниц, вырезали с тонким слоем коры (не более 0,5–1 см). Лишайники-эпилиты тщательно отделяли ножом от материнской породы. Лишайники, растущие на почве, отбирали практически без подстилающего субстрата. Площадь каждого образца в сумме составляла 100 см<sup>2</sup>. Для сравнения с лишайниковыми консорциями взяты пробы под моховыми коврами на валунах, а также из верхнего слоя почвы долинного елово-лиственничного леса (10-кратная повторность). Выгонку микроартропод из проб проводили в полевых условиях на солнечных эклекторах.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего в долинном елово-лиственничном лесу, включая лишайниковые консорции, обнаружено 49 видов коллембол. Из них под лишайниками встречается 40 видов (см. таблицу), 11 из которых пока не обнаружены за пределами лишайниковых консорциев. В то же время 8 видов коллембол, обитающих в почве долинного леса, не обнаружены под лишайни-

ками. Это обитатели подстилки или травостоя: *Entomobrya lanuginosa* (Nic., 1841), *Drepanura quadrilineata* Steb., 1975, *Spatulosminthurus guthriei sibiricus* Bretfeld, 1996 и почвенные: *Mesaphorura macrochaeta* Rusek, 1976 три новых вида рода *Folsomia*. В комплексе коллембол лишайниковых консорциев долинных лесов по р. Улар наиболее разнообразны Isotomidae (13 видов, 6 родов), Hypogastruridae (7 видов, 4 рода) и Neanuridae (6 видов, 6 родов). Состав группировок коллембол лишайникового покрова отражает прежде всего региональные особенности фауны. Значителен процент видов с центрально-азиатскими или южно-сибирскими ареалами (*X. martynovae*, *X. continentalis*, *A. orientalis*, *V. laricis*, *I. (P.) longa*, *F. sparsosetosa*, *F. af. sparsosetosa*, *P. stebayevae*, *W. intermedia*, *Cryptopygus* sp.n.). В то же время достаточно много видов с широкими голарктическими или палеарктическими ареалами (*H. socialis*, *H. (C.) sigillata*, *C. inermis*, *M. pygmaea*, *F. mirabilis*, *I. viridis*, *I. (P.) notabilis*, *F. quadrioculata*, *T. minutus*, *M. minimus* и др.).

Пространственное распределение коллембол по лишайниковым консорциям в значительной мере определяется жизненной формой лишайника и подстилающим субстратом. Как и в других регионах [1, 5], наименее заселенными в районе исследований оказались лишайники-эпилиты. Так, под *Lasallia rossica* на скальном субстрате обнаружено всего 2 вида (единичные *H. socialis* и *F. angularis*), под листоватыми лишайниками на стволах лиственниц и на почве число видов коллембол колебалось от 6 до 16, достигая максимума при совместном поселении лишайников со мхами. Под кустистыми лишайниками, растущими на скальном субстрате (*Cladonia pyxidata*), сохраняется средний уровень разнообразия (6 видов) и численности коллембол (28 экз./100 см<sup>2</sup>). Наблюдается тенденция увеличения разнообразия и численности группировки под кустистыми лишайниками рода *Cladonia*, растущими на почве, особенно в комплексе со мхами (см. таблицу). Поскольку это увеличение происходит за счет разных видов, можно говорить о предпочтении коллемболами определенных видов лишайников. В частности, скопления *H. (C.) sigillata* обнаружены только под *Cladonia chlorophaea* в комплексе со мхами, а *Hypogastrura socialis*,

Население коллембол в лишайниковых консорциях хр. Хорумнуг-Тайга (Тува, нагорье Сангилен)

Вид	Виды лишайников											
	<i>Ls</i>	<i>Cp</i>	<i>Pm</i>	<i>Fs</i>	<i>Psl</i>	<i>Hp</i>	<i>Hb</i>	<i>Pc*</i>	<i>Pc</i>	<i>Ca</i>	<i>Cc*</i>	<i>Pc*</i>
	на валунах			на стволах				на почве				
<i>Hypogastrura socialis</i> Uzel, 1891	5	–	–	2	3	1	1	–	1	–	4	52
<i>H. (Ceratoophysella) sigillata</i> Uzel, 1891	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	102	–
<i>Xenylla brevisimilis brevisimilis</i> Gama, 1964	3	–	–	1	–	1	–	–	–	–	–	–
<i>X. martynovae</i> Dunger, 1983	–	–	–	79	1	–	–	–	–	–	1	–
<i>Willemia intermedia</i> Mills, 1934	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1
<i>Choreutinula inermis</i> (Tullb., 1871)	–	–	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Anurida</i> cf. <i>confinis</i> Babenko, 1997	–	–	–	–	–	–	–	1	2	1	–	3
<i>Micranurida pygmaea</i> Born., 1901	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–
<i>Pseudachorutes</i> cf. <i>boernerii</i> Schött, 1893	–	–	63	5	–	6	1	–	–	–	–	–
<i>Neanura</i> sp.	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Friesea mirabilis</i> (Tullb., 1871)	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–
<i>Anurophorus orientalis</i> Potap. & Steb., 1990	–	–	–	7	37	27	49	–	–	–	–	2
<i>Vertagopus laricis</i> Martynova, 1975	–	3	1	–	–	–	2	1	–	23	–	–
<i>Folsomides angularis</i> (Axels., 1905)	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	–
<i>Isotoma viridis</i> Bourl., 1839	1	1	–	–	–	–	–	6	8	2	5	22
<i>I. (Desoria)</i> gr. <i>violacea</i> Tullb., 1876	12	15	–	–	1	20	14	34	7	27	7	88
<i>I. (Parisotoma) notabilis</i> Schöff., 1896	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–	–
<i>I. (P.) longa</i> Potapov, 1991	–	–	1	4	–	–	–	2	–	–	–	190
<i>Folsomia</i> sp.n.	–	–	–	–	–	–	–	23	–	–	–	–
<i>F. sparsosetosa</i> Potap. & Steb., 1997	–	–	–	–	–	–	–	10	–	–	–	–
<i>F. af. sparsosetosa</i> Potap. & Steb., 1997	–	3	–	–	–	–	–	–	–	2	–	9
<i>F. quadrioculata</i> (Tullb., 1871)	–	–	2	–	4	1	–	65	–	–	–	–
<i>Proisotoma stebayevae</i> Grinbergs, 1962	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Cryptopygus</i> sp.	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Tomocerus minutus</i> Tullb., 1876	1	2	–	–	–	1	1	12	1	4	6	24
<i>Entomobrya</i> cf. <i>obensis</i> Linnaniemi, 1919	–	–	1	5	–	–	–	–	–	–	2	–
<i>Entomobrya</i> sp., juv.	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Drepanura</i> sp., juv.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–
<i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabric., 1775)	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1
<i>Supraphorura furcifera</i> (Börn., 1901)	–	–	–	–	1	–	–	–	20	–	–	2
<i>Protaphorura</i> cf. <i>microticus</i> Dunger, 1978	1	4	–	1	–	–	–	37	2	–	–	1
<i>Mesaphorura</i> gr. <i>sylvatica</i> Rusek, 1971	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
<i>Sminthurus</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	7	–
<i>Sminthurinus</i> gr. <i>niger</i> (Lubbock, 1867)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2
<i>Megalothorax minimus</i> Willem, 1900	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	7
<i>Dicyrtoma</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1
Число видов	9	7	5	10	6	7	7	16	7	6	11	16
В С Е Г О экз./100 см <sup>2</sup>	27	29	68	107	47	57	70	199	41	59	139	400

Примечание. Полные названия видов лишайников см. в тексте; \* – лишайники в комплексе со мхами; кроме названных, под *P. sulcata* + *H. physodes* на пне лиственницы обнаружены *Xenylla continentalis* Steb. & Potap., 1994 и *Deutonura* sp., под *P. canina* + мхи на почве – *Wankeliella intermedia* Potap. & Steb., 1997 *Sminthurinus* sp.

хотя и встречается во многих лишайниковых консорциях, отдает явное предпочтение *Peltigera canina* со мхами, растущим на почве (см. таблицу). Последнюю консорцию предпочитают также почвенные *I. (Parisotoma) longa* и *Folsomia* af. *sparsosetosa*. Локальные скопления отмечены для *Xenylla martynovae* под листоватым лишайником *Flavopunctelia soledica* на стволах лиственниц, *Folsomia quadrioculata* и *Protaphorura* cf. *microticus* – под *Peltigera canina* со мхами там же, *Pseudachorutes* cf. *boernerii* – под *Physconia muscigena* на валунах. Явное предпочтение местообитания (низ стволов лиственниц), независимо от вида лишайников, демонстрирует кортицикольный *Anurophorus orientalis*, который практически не встречен за его пределами. Его средняя численность в почве окружающего леса низка (1,6 экз./125 см<sup>3</sup>). Другой кортицикол – *Vertagopus laricis* – образует явные скопления под кустистым лишайником *Cladonia amaurocraea*, растущим на почве. Примечательно, что этот вид коллембол довольно обилен в лесной почве (22 экз./125 см<sup>3</sup>). Наиболее широко под лишайниками распространены *I. (Desoria)* gr. *violacea*, *I. viridis*, *Tomocerus minutus*, однако и у них максимальная численность приурочена к конкретному виду лишайника – *P. canina* (в комплексе со мхами, на почве). К этому же виду лишайника тяготеет и почвенный *Supraphorura furcifera*. Примерно 17 видов коллембол (42 %) не образуют заметных скоплений в лишайниковых консорциях района исследований. В целом агрегации у 4–5 видов коллембол отмечены только под листоватым лишайником *Peltigera canina* (в комплексе со мхами), в других лишайниковых консорциях они наблюдаются только у 1–2 видов (см. таблицу). Это говорит о высокой избирательности коллембол не только в отношении жизненной формы и вида лишайника, но и подстилающего субстрата. Виды коллембол, доминирующие в почве елово-лиственничного леса (*H. socialis*, *V. laricis*, *I. (Parisotoma) longa*, *F. quadrioculata*), образовывали агрегации в 1–9 лишайниковых консорциях.

Средняя численность коллембол под лишайниками на скальном субстрате составила 41,3 экз., на стволах деревьев – 96 экз., на почве – 159,8 экз./100 см<sup>2</sup>. Максимальные численности коллембол отмечены на стволах и почве: под *Flavopunctelia soledica*, *Clado-*

*nia chlorophaea*, *Peltigera canina*. Индекс агрегированности коллембол в указанном ряду субстратов также нарастает (2,9; 5,6; 11,4 соответственно). Разнообразие и обилие коллембол под моховыми подушками на валунах сопоставимы (9 видов, 20 экз./пробу) с таковыми под лишайниками. В то же время средняя численность коллембол в верхнем слое почвы (0–5 см) елово-лиственничного леса равна 73,48 тыс. экз./м<sup>2</sup> (или 734,8 экз./100 см<sup>2</sup>), т. е. значительно больше, чем в среднем под лишайниками. Однако отмеченное явление не универсально. Особенно это относится к кортицикольным видам коллембол, которые могут достигать в лишайниковых консорциях в менее континентальных условиях очень высокой численности, например, *Xenylla tullbergi* (Boerner, 1903) под накипным лишайником *Lepraria* sp. на стволах ели в Подмоскowie – 2378 экз./100 см<sup>2</sup> [2] или *Vertagopus arborea* (L. 1758), численность которого зимой под эпифитными листоватыми лишайниками в условиях Бельгии может достигать 2737 экз./100 см<sup>2</sup> [3].

Анализ спектров жизненных форм коллембол при усреднении данных по видам лишайников показывает, что доля верхнеподстилочных форм максимальна на скальном субстрате (82,5 %), а доля кортицикольных (21–25 %) – на стволах деревьев и под некоторыми лишайниками на почве. Комплекс гемизафических форм разнороден: под отдельными лишайниками на стволах обилен ксерофил *X. martynovae*, в более благоприятных условиях на стволах и почве – мезофильные *Anurida* cf. *confinis*, *I. (P.) notabilis*, *F. quadrioculata*, *T. minutus* и др. Доля верхнепочвенных коллембол минимальна на валунах (6,7 %) и значительно увеличивается под лишайниками, растущими в комплексе со мхами на почве (37,6 %), доля глубокопочвенных всюду ничтожно мала (0,4–1,6 %).

Сопоставление с наиболее близким по климатическим параметрам Восточным Хангаем показало, что при обследовании сходного числа лишайниковых консорций там выявлено меньше видов коллембол (25 против 40 в Туве). Наиболее обеднен в Монголии комплекс коллембол, связанный со стволами лиственниц (6 видов), что авторы [5] объясняют чрезвычайной сухостью местообитания и относительно

высоким положением лишайников над поверхностью почвы (1–1,5 м). Аналогичным образом обеднены (8 видов) группировки коллембол под эпифитными лишайниками на стволах деревьев (на высоте 2–12 м) в горах Кавказа [9]. В Туве, под лишайниками, растущими в комлевой части стволов лиственниц, выявлено 26 видов коллембол, что указывает на более тесную связь с лесной подстилкой. Но в целом население коллембол лишайниковых консорциев района исследований наиболее сходно с таковым Хангая, что проявляется в общих доминантах – кортициколах из родов *Anurophorus* и *Vertagopus*, разнообразии ксерофилов рода *Xenylla*, общности ряда мезофилов, однако имеются и региональные отличия.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Население коллембол в обследованных лишайниковых консорциях долинных остепненных ельников Тувы разнообразно и содержит 11 видов, не обнаруженных в почве ельников. Однако из 40 видов коллембол только 3 заселяют по 7–10 лишайниковых консорциев, более характерны (для 11 видов) локальные агрегации под определенным видом лишайника. У 17 видов коллембол предпочтения не выражены. Разнообразие и численность коллембол определяются как жизненной формой лишайников,

так и подстилающим субстратом. Средняя численность коллембол под лишайниками ниже, чем в окружающей лесной почве. Выражена тенденция ее нарастания в ряду: скальный субстрат – стволы деревьев – почва, особенно под лишайниками в комплексе со мхами. В целом лишайниковые консорциев являются важной функциональной единицей, поддерживающей разнообразие экосистемы.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (гранты 99-04-48163 и 99-04-48165).

#### ЛИТЕРАТУРА

1. И. В. Стебаев, *Pedobiologia*, 1963, 2, 265–309.
2. Л. Г. Бязров, Л. Н. Медведев, Н. М. Чернова, Биогеоценологические исследования в широколиственно-еловых лесах, М., Наука, 1971, 252–270.
3. N. M. Andre, *Pedobiologia*, 1983, 25, 271–278.
4. И. В. Стебаев, Ж.Ф. Пивоварова, *Журн. общ. биологии*, 1992, 53: 5, 715–729.
5. Л. Г. Бязров, Е. Ф. Мартынова, Л. Н. Медведев, *Бюл. МОИП. Отд. биол.*, 1976, 81: 3, 66–73.
6. Ю. М. Маскаев, Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1985, 68–107.
7. Д. И. Назимова, И. А. Коротков, Ю. С. Чердников, Чтения памяти В. Н. Сукачева. V. Структура и функционирование лесных биогеоценозов Сибири, М., Наука, 1987, 3–63.
8. Н. Б. Ермаков, Глобальный мониторинг и Убсунурская котловина, М., Интеллект, 1996, 34–37.
9. З. М. Тарба, *Вестн. зоологии*, 1992, 2, 10–14.

## Collembolan population (Hexapoda, Collembola) of the Sanghilen Highland Lichen Consortiums

S. K. STEBAEVA, N. V. SEDELNIKOVA

*Institute of Animal Systematics and Ecology,  
Central Siberian Botanical Garden,  
Siberian Branch of the Russian Acad. Sci., Novosibirsk*

#### АННОТАЦИЯ

Collembolan population in valley forests of the Sanghilen Highland was studied under biologically peculiar complex organisms that have not been investigated in this aspect in Siberia. A peculiar distribution of Collembola under definite lichen species is demonstrated.