

УДК 595.713:631.46

РАЗНОМАСШТАБНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КОЛЛЕМБОЛ (COLLEMBOLA) В ОДНОРОДНОМ НАПОЧВЕННОМ ПОКРОВЕ: СФАГНОВЫЙ МОХ

© 2015 г. А. К. Сараева¹, М. Б. Потапов², Н. А. Кузнецова²

¹Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск 185910, Россия
e-mail: saraeva68@inbox.ru

²Московский педагогический государственный университет, Москва 129164, Россия
e-mail: mprk@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.02.2014 г.

Изучено распределение коллембол на разных пространственных шкалах внутри биотопа. Проверена гипотеза о том, что характерные признаки распределения особей одного вида существуют, по крайней мере, в пределах однотипных местообитаний. Работу проводили в сфагновых сосняках Карелии, где относительная влажность и масса органического вещества обычно не являются значимыми факторами распределения коллембол. Был использован фрактальный дизайн учетов группами проб, удаленных друг от друга на расстояние от 5 см до 10 м. Для разных пространственных масштабов дана оценка степени агрегированности особей, плотности и мощности агрегаций, наличия уровней скоплений. Показано, что рисунки пространственного распределения относительно видоспецифичны и устойчивы во времени и в пространстве. Распределение видов можно отнести к двум основным типам: “ковровому” и “очаговому”.

Ключевые слова: коллемболы, пространственное распределение, фрактальный дизайн учетов, агрегации, скопления разного масштаба, мозаичность, паттерн распределения

DOI: 10.7868/S0044513415050098

Хорология почвенных животных обычно решает вопросы зональной, региональной или биотопической приуроченности видов и/или дифференцировки их сообществ. Наиболее мелкий масштаб – распределение организмов в пределах однородных участков (микросайтов) внутри биотопа – используют для выяснения особенностей горизонтального распределения разных видов. Эти данные не только помогают скорректировать методы количественного учета, но и дают представление о пространственной организации популяций и таксоценов педобионтов. На их основе возможна оценка локальных энергетических потоков в почвенном ярусе экосистем (Vucic-Pestic et al., 2010).

Применительно к мелким почвенным членистоногим – коллемболам подобные работы выполняли на протяжении всей истории изучения микроартропод количественными методами (Glasgow, 1939; Poole, 1961; Чернова, Чугунова, 1967; Usher, 1969; Christiansen, 1970; Joosse, 1971; Takeda, 1979; Streit, 1982; Coulson et al., 2003; Benoit et al., 2008; Detsis, 2009; Grear, Schmitz, 2005; Sereda et al., 2012 и т.д.). Для разных местообитаний были получены характеристики распределения видов: вариабельность численности,

агрегированность, связь с факторами среды. Для выяснения этих показателей позднее начали применять методы геостатистики (Kampichler, 1999; обзор Покаржевский и др., 2007; Gutierrez-Lopez et al., 2010).

Несмотря на обилие накопленных данных, представление о внутривидовых группировках у коллембол, о популяционной структуре вида, о популяционной организации их таксоценов существует лишь в самом общем виде. Ряд причин затрудняет развитие таких представлений применительно к населению коллембол. Одна из них заключается в невозможности проведения мета-анализа имеющихся в литературе данных по пространственной структуре популяций. Авторы применяют различные дизайны учета, размеры проб и способы анализа результатов. Мало данных о воспроизводимости параметров распределения видов в пространстве и времени. Другая причина связана с варьированием степени агрегированности популяций в сезонной динамике (Usher, 1969; Joosse, 1970; Takeda, 1979). Ключевым вопросом остается не столько выяснение тех или иных параметров распределения популяции, сколько понимание баланса между внешними (среда) и внутренними (поведение) факторами.

Последние отражают существенные жизненные процессы и потому рассматриваются как неизбежные (Joosse, 1971). Их значимость была, в частности, подтверждена специально поставленным исследованием вклада разных факторов в распределение модельного вида *Orchesella hexfasciata* (Gear, Schmitz, 2005). С помощью полевых учетов, лабораторных наблюдений и экспериментов с манипуляцией внешними факторами было показано, что основная причина агрегаций этого вида — именно групповое поведение.

Жизненные процессы (размножение, линька и т.д.) одних видов коллембол протекают в агрегациях, другие виды рассеивают сперматофоры и яйца и не скапливаются во время линек (Leinaas, 1983; обзор Hopkin., 1997). Агрегации свойственны стеногигричным, но не эвригигричным видам, по крайней мере, среди поверхностно-обитающих форм (Joosse, 1970). Особенности размножения, линьки, чувствительность к влаге и прочие характеристики разнообразны и видоспецифичны. Эти биологические и экологические признаки разных видов должны проявляться в своеобразии рисунков их пространственного распределения, в частности, наличии или отсутствии агрегаций того или иного размера. Можно предположить наличие каких-либо свойственных данному виду, конспецифических, особенностей распределения особей хотя бы в пределах однотипных местообитаний.

Цель работы — выявить специфику распределения коллембол в пределах однородных местообитаний на примере сфагновых сосняков Карелии. Для ее достижения необходимо: 1) разработать алгоритм учета и анализа пространственного распределения популяций, 2) выяснить, насколько устойчивы показатели распределения во времени и в пространстве. Мы проверяем гипотезу, что характерные признаки распределения особей одного вида существуют, по крайней мере, в пределах однотипных местообитаний.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Характеристика района. Карелия как район, расположенный в условиях субатлантического климата на северо-западе европейской части России, выбран для данной работы не случайно. По-видимому, именно гумидность климата обеспечивает высокий уровень численности коллембол в лесах Фенноскандии (Petersen, Luxton, 1982). В таких климатических условиях роль влажности как основного абиотического фактора, лимитирующего распределение коллембол, невелика, что позволяет четче выявить биологическую составляющую мозаичности.

Характеристика биотопов. Был выбран наиболее однородный напочвенный покров для снижения гетерогенности распределения коллембол,

обусловленной внешними факторами. Такой покров формируется в мезотрофных багульниково-сфагновых сосняках, причем, как показали наши предварительные данные, в них сохраняется достаточно высокая численность коллембол. Исследования проводили на двух пробных площадях, расположенных в 10 км друг от друга: в заповеднике “Кивач” (62°16' с.ш., 34°00' в.д.) и в окрестностях д. Вороново (62°10' с.ш., 34°00' в.д.). Выбирали участки, сходные по растительному покрову и почвенным характеристикам, которые рассматривали как повторности исследования. На обоих участках средний возраст сосен 130 лет. Подлесок отсутствует. В травяно-кустарничковом ярусе встречаются кассандра обыкновенная (*Chamaedaphne calyculata*), багульник болотный (*Ledum palustre*), пушица влагалищная (*Eriophorum vaginatum*) и морошка (*Rubus chamaemorus*). Сфагновые мхи (*Sphagnum angustifolium*, *S. capillifonium*, *S. fuscum*, *S. girgensohnii*, *S. magellanicum*) почти полностью покрывают пробные площади. Почва торфяная переходного типа. Средние показатели pH водной суспензии по профилю почвы колеблются от 3.6 до 3.8. Верхние 0–5 см — зеленые части мхов, 5–17 см — желтые слаборазложившиеся, 17–30 см и 30–45 см — светлый и буроватый торфянистые горизонты. Подстилающие породы пески. Все эти условия соответствуют олиго-мезотрофным болотам. При сходстве растительного и почвенного покрова двух пробных площадей рельеф в местах их расположения различается: равнинный в заповеднике “Кивач” и всхолмленный в Вороново (“Разнообразие почв и биоразнообразие в лесных экосистемах средней тайги”, 2006).

Характеристика погодных условий в период исследования. Пробы были взяты в 2011 г. 2 июня и 8 сентября, в 2012 г. — 12 июня и 12 сентября. Погодные условия описаны для месяцев, непосредственно предшествующих срокам учета (май и август). Среднемесячная температура в мае 2011 и 2012 гг. была 9.0 и 10.1°C, в августе — 15.0 и 14.4°C, соответственно. Осадки в мае 2011 и 2012 гг. — 57 и 33 мм, в августе — 80 и 76 мм.

Учеты коллембол проводили по специальной схеме, разработанной для изучения пространственного распределения коллембол А.И. Азовским. Пробы стандартного размера (площадью 8 см² и глубиной 20 см каждая) располагали в углах разномасштабных равносторонних треугольников, вписанных в квадраты со стороной от 10 см до 10 м, входящих друг в друга по принципам фрактальной геометрии (рис. 1). Такое расположение проб было принято для выявления агрегаций коллембол разного размера. Тройки проб на участках 1 дм² (всего таких участков в 1 учетной серии 27) позволяют выявить на каждом их них наличие или отсутствие агрегации площадью не менее 8 см². Каждая тройка проб, рассмотренная как одно целое, в сравнении с двумя другими на

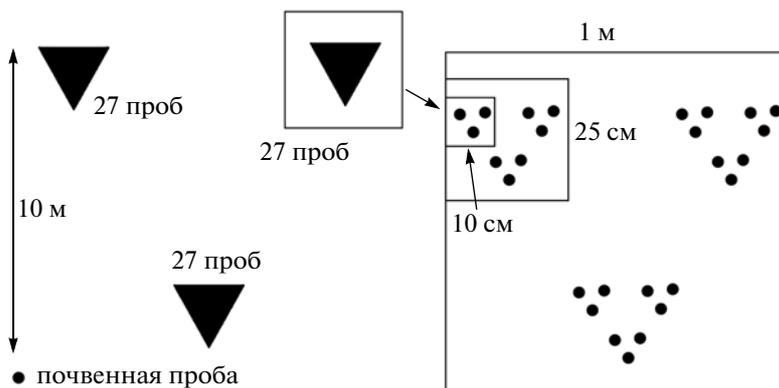


Рис. 1. Схема расположения проб в биотопе.

участках 6 дм^2 (таких участков в серии 9) обнаруживает скопления площадью не менее 1 дм^2 . Взятые вместе 9 проб на участке 1 м^2 отражают наличие агрегаций площадью не менее 6 дм^2 . Все 27 проб на участке 1 м^2 в сравнении с двумя другими такими же участками выявляют возможные скопления площадью не менее 1 м^2 .

В анализе использованы 4 способа группировки проб: по 3, 9, 27 и 81 пробе. Одна проба, взятая по отдельности без сравнения ее с другими пробами, не позволяет оценить агрегированность этого масштаба (8 см^2 – одна проба). Выяснить наличие агрегации такого размера можно лишь в сравнении с соседними пробами, в данном случае это 3 пробы на участке 1 дм^2 . Аналогично рассматривали наличие агрегаций в группах из трех участков площадью 1 дм^2 и т.д. Таким образом, число анализируемых масштабов всегда на единицу меньше, чем число разностей.

Такие серии проб одновременно брали на двух пробных площадях, находящихся на расстоянии 10 км друг от друга. С одной стороны, эти пробные площади рассматривали как повторности при анализе распределения особей в популяциях. С другой стороны, их сравнение позволило обсуждать пятый, наиболее крупный масштаб пространственной неоднородности.

В тексте далее пробами называли образцы площадью 8 см^2 , участками – площадки исследуемого масштаба (1 дм^2 , 6 дм^2 и 1 м^2), пробными площадями – разные сосново-сфагновые болота (Кивач и Вороново).

Для выяснения устойчивости во времени параметров пространственного распределения видов учеты повторяли в разные сезоны (начало июня и сентября) и годы (2011 и 2012 гг.). Всего было взято 6 серий, 486 проб: на участке “Кивач” – июнь и сентябрь 2011 г., июнь и сентябрь 2012 г., на участке “Вороново” – июнь и сентябрь 2011 г.

Пробы располагали на участках максимально однородного покрова *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum*. Для отбора использовали почвенный бур $d = 3.2 \text{ см}$. Коллембол экстрагировали из проб по общепринятой методике с помощью воронки Тульгрена до полного иссушения. Весь материал был заключен в микропрепараты с жидкостью Фора и определен до вида.

Характеристика факторов среды. Для всех проб рассчитывали влажность как массовую долю влаги по формуле $W = (m - m1) \times 100/m$, где m – масса образца до высушивания, $m1$ – масса образца после высушивания (Агрофизические методы исследования почв, 1966). Кроме того, для проб 2011 г. оценивали массу органического вещества. После определения гигроскопической влажности и зольности (t^0 сжигания 450°) рассчитывали потерю массы образцов по отношению к исходной массе (Методическое руководство..., 1990). Результаты приведены в таблице 1. Влажность и масса органического вещества образцов в условиях сфагнового сосняка мало менялась в пределах участка, а также во времени (рис. 2).

Анализ результатов. Степень агрегированности особей оценивали при помощи индекса Кейси по формуле: $Ic = (S^2 - M)/M^2$, где M – средняя численность данного вида, S^2 – дисперсия. При $Ic < 0$ – распределение равномерное, при $Ic = 0$ – случайное, при $Ic > 0$ – агрегированное. Индекс рассчитывали для троек проб на каждом из 27 участков площадью 1 дм^2 (рис. 1). Для получения информации о скоплениях большего размера индекс Кейси определяли для абсолютных значений численности вида на трех соседних участках площадью 1 дм^2 , что отражало вариабельность в пределах каждого из более крупных участков площадью 6 дм^2 (таких было 9). Затем определяли значения численности для каждого из этих 9-ти участков и вновь считали индекс, который показывал гетерогенность уже в пределах участков площадью

Таблица 1. Относительная влажность и масса органического вещества в образцах

Сезон, год	Относительная влажность		Органическое вещество	
	% ($\pm SD$)	<i>CV</i> , %	масса ($\pm SD$), г/пробу	<i>CV</i> , %
Кивач				
Лето 2011	79.5 (± 8.3)	10.4	6.5 (± 1.8)	27
Осень 2011	83.5 (± 8.0)	9.5	7.0 (± 1.6)	22
Лето 2012	88.0 (± 3.9)	86.6 (± 6.7)	—	—
Осень 2012	4.4	7.7	—	—
Вороново				
Лето 2011	86.4 (± 3.2)	4.0	—	—
Осень 2011	88.4 (± 2.5)	7.7	—	—

Прочерк – нет данных.

1 м². Наконец, для значений численности вида каждого из трех участков площадью 1 м² рассчитывали одно значение индекса. В итоге получали 27, 9, 3 и 1 значение индекса Кейси для участков размером 8 см², 1 дм², 6 дм² и 1 м².

Для иллюстрации результатов использовали 3 варианта графиков. Графики типа “ящик с усами” (Box-and-Whisker Plot) показывают медиану, квартили и размах варьирования индекса для каждого масштаба. Линейные графики отражают

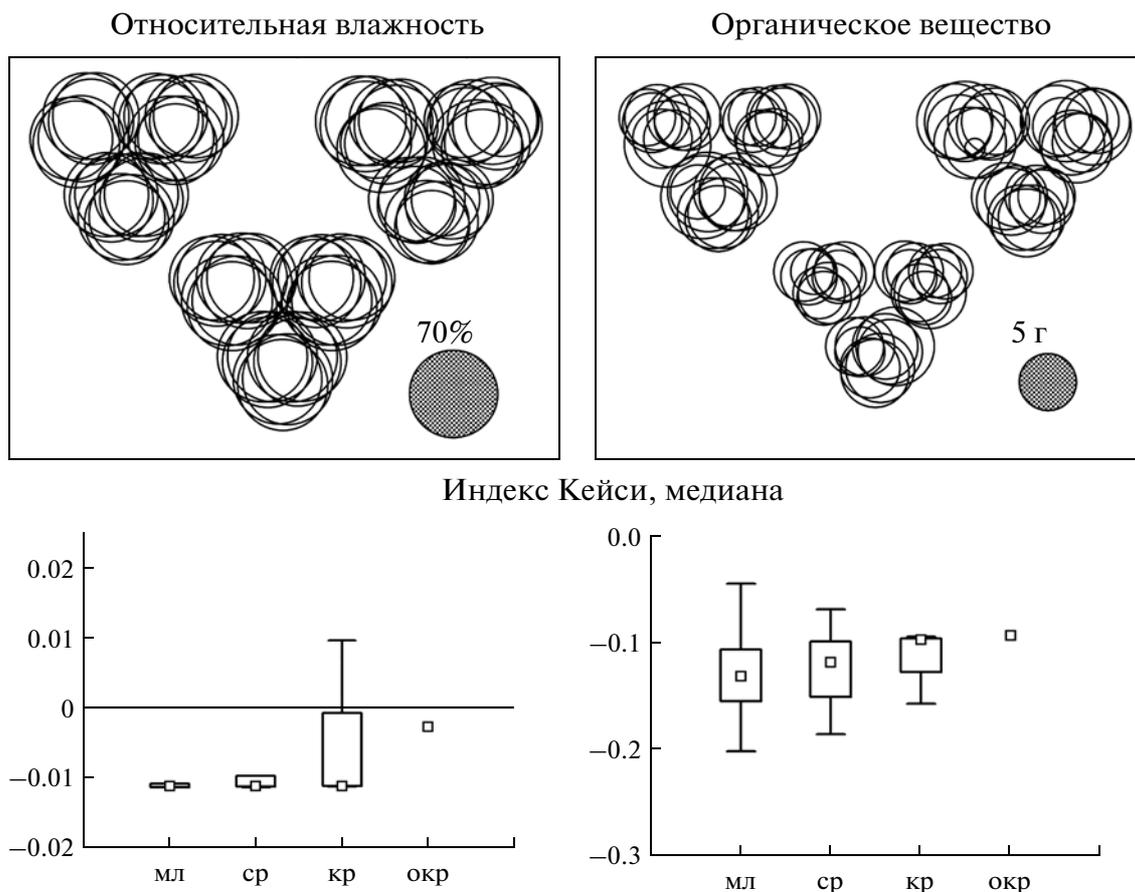


Рис. 2. Распределение относительной влажности и массы органического вещества в образцах пробной площади Кивач осенью 2011 г. Размеры участков: мл – мелкие (8 см²), ср – средние (1 дм²), кр – крупные (6 дм²) и окр – очень крупные (1 м²).

изменение средних арифметических значений индекса (\pm ошибка средней) на участках разного размера. В пузырьковых диаграммах численность особей в пробах пропорциональна диаметру “пузырьков”. При этом данные трех участков площадью 1 м^2 на рисунках в целях компактности изображения непропорционально сближены. Их следует воспринимать как повторность результатов, а не как картину распределения особей на площадках $10 \times 10 \text{ м}$.

Для определения встречаемости вида на участках разного масштаба использовали расчет отношения числа проб, в которых вид отмечен, к общему числу проб (в %). О встречаемости вида на участках разной площади судили по объединенным данным тех проб, которые в них входили: по трем пробам оценивали встречаемость вида на участках площадью 1 дм^2 , по девяти — на площади 6 дм^2 , по 27 — на площади 1 м^2 . В этих случаях пробы не покрывали всей площади участка, что должно занижать расчетные оценки встречаемости.

Для количественного описания агрегаций нужен критерий их выделения. Положительные значения индекса Кейси отражают наличие скоплений, но не их положение. Все известные нам попытки определить, какую группу особей считать агрегацией, а какую — нет, носили произвольный характер. Предварительный анализ наших данных показал, что агрегациями имеет смысл считать скопления, количество особей в которых превышало сумму среднего арифметического и среднего квадратичного отклонения ($M + SD$) или было равно этой сумме. Эта величина не является математически обоснованной, но лучше других (чем, например, $2M$) позволяет выделить конкретные скопления в рядах полученных значений с точки зрения нашей экспертной оценки. Пороговые величины для выделения агрегаций рассчитывали для каждого из четырех изучаемых масштабов. Мелкими названы агрегации площадью не менее 8 см^2 , средними — не менее 1 дм^2 , крупными — не менее 6 дм^2 , очень крупными — не менее 1 м^2 . Мелкие агрегации выделяли на участках площадью 1 дм^2 (таких участков в одной серии 27), средние — на участках площадью 6 дм^2 (9 участков), крупные — на участках площадью 1 м^2 (3 участка). О наличии очень крупных скоплений судили лишь по одному участку площадью 100 м^2 .

Очевидно, что скопления могут сильно различаться по плотности особей. Для характеристики этого показателя — мощности агрегаций использовали отношение плотности в агрегации к средней плотности коллембол на фоне (M_{ϕ}) той площадки, где обнаружили агрегацию. Фоном считали численность вне агрегации. Далее среднюю мощность агрегаций рассчитывали для каждого уровня. Полученные данные позволили ориентировочно оценить не только плотность, но и абсо-

лютное число особей в агрегациях более высокого уровня (X^*): $x^* \times S/s$, где x^* — средняя плотность в агрегациях данного масштаба, S — площадь участка (8 см^2 , 1 дм^2 , 6 дм^2 , 1 м^2), s — площадь пробы (8 см^2).

Схема учетов в виде групп проб, находящихся на разных расстояниях друг от друга, позволяет выяснить уровни агрегирования коллембол. Мелкие скопления могут объединяться в более крупные, из которых, в свою очередь, формируются или нет еще более крупные агрегации. Можно предположить, что для разных видов характерны разные паттерны таких “узоров”, отражающие малоизученные в природных условиях процессы, связанные с социальным поведением. Описание этих паттернов может быть основано не только на выделении агрегаций, но и их иерархии, разных уровней скоплений. Однако то или иное количество агрегаций обычно обнаруживается почти на всех масштабах наблюдения (значения индекса Кейси для отдельных групп проб выше 0). Если скопления слишком редки, и большинство особей находится вне агрегаций, то вряд ли целесообразно говорить об агрегациях как о характерном явлении.

Число уровней агрегирования определялось числом случаев, когда медианные значения индекса Кейси превышали 0.5 на разных масштабах изучения. В пределах участков площадью 1 м^2 наш дизайн выделял от 0 до трех уровней агрегированности и еще один — при сравнении этих трех участков в биотопе. В последнем случае можно говорить о наличии или отсутствии очень крупных скоплений (не менее 1 м^2), однако более точно их размеры, которые могут достигать и десятков квадратных метров, наш дизайн учетов определить не может.

Связь пространственного распределения ногохвосток с абиотическими факторами оценивали с помощью коэффициента корреляции Спирмена. При этом на разных пространственных масштабах предварительно проводили нормализацию данных. Для групп проб каждого масштаба рассчитывали среднюю арифметическую для численности вида и показателей факторов (влажность, органическое вещество) и вычитали ее из каждого значения выборки. Эти преобразованные значения использовали в корреляционном анализе, что позволило более корректно оценить связь численности вида с факторами в каждом отдельно взятом масштабе (Azovsky et al., 2004).

Проверка незначительности влияния абиотических факторов среды на распределение коллембол в покрове сфагновых мхов. Влияние абиотических факторов среды оценивали с учетом масштаба, т.е. отдельно для участков площадью 1 дм^2 , 6 дм^2 и 1 м^2 . Значения коэффициента корреляции Спирмена рассчитывали между данными по плотности

Таблица 2. Влияние содержания органического вещества и влажности на численность разных видов, коэффициент корреляции Спирмена

Вид	Органическое вещество		Влажность					
	Кивач, 2011 г.		Кивач, 2011 г.		Вороново, 2011 г.		Кивач, 2012 г.	
	лето	осень	лето	осень	лето	осень	лето	осень
<i>X. armatus</i>	–	–0.23 (м ²)	–	–0.24 (м ²)	–	0.24 (м ²)	нд	нд
<i>I. minor</i>	нд	нд	нд	нд	–	–	нд	нд
<i>M. absoloni</i>	0.39 (1 дм ²)	–0.42 (6 дм ²)	нд	–0.29 (6 дм ²)	–0.32 (1 дм ²)	нд	–	нд
<i>W. anophthalma</i>	нд	–0.46 (1 дм ²)	нд	нд	–	–0.24 (1 дм ²)	0.23 (1 м ²)	нд
<i>A. secundarius</i>	–	–	–	–	нд	–	нд	–
<i>D. blekeni</i>	–	нд	–	0.23 (1 дм ²)	–	–	–0.31 (1 дм ²)	–
<i>D. hiemalis</i>	–	–	–	–	–	–	–0.33 (1 дм ²)	–
<i>D. olivacea</i>	–	–	–	–	–	–	0.23 (м ²)	–
<i>P. notabilis</i>	–	–	–	–	–	–	нд	–
<i>P. subarctica</i>	–	нд	–	0.30 (1 дм ²)	–	–	нд	–
<i>S. schoetti</i>	–	–	0.30 (6 дм ²)	–	нд	–	–0.37 (1 м ²)	–

Примечания. В скобках – размер участков, нд – влияние фактора не достоверно, $p > 0.05$; Прочерк – данные не анализировали из-за низкой численности.

вида на участке того или иного размера и относительной влажностью субстрата, из которого проведена выгонка (6 сроков), а также содержанием в нем органического вещества (2 срока). В табл. 2 внесены только статистически значимые величины коэффициента Спирмена ($p < 0.05$).

Анализ этих данных показывает, что влияние факторов на плотность видов обнаруживается нечасто: в 13 случаях из 90 возможных для влажности (с учетом трех масштабов) и в 4 случаях из 27 – для органического вещества. Однако даже статистически обоснованная связь не позволяет сделать определенных выводов о влиянии фактора. Так, эта связь может меняться от положительной до отрицательной в одно и то же время на разных пробных площадях. Например, осенью 2011 г. для распределения *X. armatus* на участках в пределах 1 м² отмечена отрицательная связь численности с влажностью в Киваче, но – положительная в Вороново. Ни один вид не обнаружил воспроизведения однажды обнаруженной связи в другой год, сезон или на другой пробной площади в том же масштабе изучения. Эти данные подтверждают действитель-

но небольшой вклад внешних факторов в распределение коллембол сфагнового сосняка.

В общей сложности в учетах получено 13564 экз. коллембол, относящихся к 42 видам. Из них распределение проанализировано для 12176 особей одиннадцати видов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Набор доминирующих видов коллембол в исследуемом биотопе характерен скорее для сфагновых ельников, отличающихся более мезотрофными условиями, чем для сфагновых сосняков (Kuznetsova, 2002). Такие участки обычно отличается повышенная плотность коллембол. Однако в начале лета 2011 г. численность коллембол была низкой, что, по-видимому, было связано с экстремально сухими условиями лета предыдущего года. Осенью 2011 г. и в следующем 2012 г. уровень обилия восстановился.

Параметры пространственного распределения описывали для видов, количество экземпляров которых хотя бы в одной учетной серии (81 проба)

Таблица 3. Количество особей модельных видов в учетных сериях из 81 пробы

Вид	Кивач, 2011 г.		Вороново, 2011 г.		Кивач, 2012 г.		Всего экз. в 486 пробах	Среднее число, экз./пробу
	лето	осень	лето	осень	лето	осень		
<i>Xenyllodes armatus</i>	0	3483	33	164	201	2630	6511	13.4
<i>Isotomiella minor</i>	257	483	33	69	431	331	1604	3.3
<i>Micraptorura absoloni</i>	115	370	18	207	45	111	866	1.8
<i>Willemia anophthalma</i>	87	315	19	289	87	134	931	1.9
<i>Arrhopalites secundarius</i>	4	0	123	1	140	0	268	0.6
<i>Desoria blekeni</i>	0	167	0	0	97	54	318	0.7
<i>D. hiemalis</i>	9	8	25	7	132	11	192	0.4
<i>D. olivacea</i>	12	0	0	6	118	57	193	0.4
<i>Parisotoma notabilis</i>	17	67	6	39	154	52	335	0.7
<i>Protaphorura subarctica</i>	47	109	0	0	122	62	340	0.7
<i>Sminthurides schoetti</i>	68	13	328	4	203	2	618	1.3

Примечание. Жирным шрифтом выделены выборки с плотностью более 1 экз./пробу, участвующие в дальнейшем анализе.

превышало 1 экз./пробу. Среди них детально анализировали наиболее многочисленными видами: *Xenyllodes armatus*, *Isotomiella minor*, *Micraptorura absoloni* и *Willemia anophthalma* (табл. 3). Первый вид обоеполюй, остальные — партеногенетические, не имеющие самцов в популяциях.

Xenyllodes armatus

Преобладающий в материале вид с резкими сезонными колебаниями обилия. В начале лета средняя плотность не превышала 2–3 экз./пробу, осенью — возрастала до 33–43 (табл. 3). Однотипные сфагновые биотопы освоены *X. armatus* в разной степени: в Киваче вид обилен, в то время как в Вороново — малочислен даже осенью. Локальная плотность в пределах биотопа могла колебаться в несколько сот раз: от 0 до 450 экз./пробу в один и тот же срок учета. Встречаемость отражала неравномерный характер распределения *X. armatus* в биотопе. Даже при высокой плотности популяций — в среднем несколько десятков особей в одной пробе (Кивач, осень 2011 и 2012 гг.) — вид был отмечен лишь в 28 и 64% проб, соответственно (рис. 3).

Для *X. armatus* характерны агрегации площадью 6 дм² и даже 1 м² (рис. 4). Такая мозаика, наблюдаемая и при низкой, и при высокой плотности популяций, может рассматриваться как вероятная характеристика распределения вида. Однако при высокой плотности популяции скопления в пределах 1 м² могут и не выделяться, сливаясь в единую очень крупную агрегацию (Кивач, осень 2012).

То или иное число агрегаций можно было обнаружить на всех изученных масштабах, их характеристики приведены в табл. 4. Число особей в агрегациях было выше, чем на фоне обычно в 2–10 раз.

При высокой плотности популяций каждый третий дециметр поверхности содержал скопления, сильно варьирующие по числу особей: от десятков до нескольких сотен. Экстраполяция средней плотности в пробах каждого масштаба позволяет примерно оценить число особей в агрегациях разной площади. При высокой плотности популяции пятна площадью 1 дм² насчитывали сотни, а агрегации площадью 6 дм² — тысячи особей. Скопления площадью 1 м² содержали, по расчетам, более 100 тыс. коллембол. При низкой численности агрегации выделялись, но включали на порядок меньшее число особей. Удаленные на 10 км пробные площади различались по плотности популяций *X. armatus* более чем в 20 раз, что можно рассматривать как проявление еще более крупной пространственной мозаики в распределении вида.

Micraptorura absoloni

Плотность популяций *M. absoloni* на разных пробных площадях была сходной — в среднем 1.8 экз./пробу. Численность с начала лета к осени увеличивалась в 2–3 раза на участке Кивач и в 12 раз — в Вороново. Локальная плотность внутри биотопа колебалась в несколько десятков раз: от 0 до 47 экз./пробу. При небольшой плотности популяций, вид довольно регулярно встречался и был отмечен в 28–60% проб. На площадках размером 6 дм² встречаемость возрастала до 33–85% (рис. 3), однако вид иногда не обнаруживали даже на участках площадью 1 м² (Вороново, осень 2011).

Распределение *M. absoloni* в масштабе нескольких квадратных сантиметров тяготело к случай-

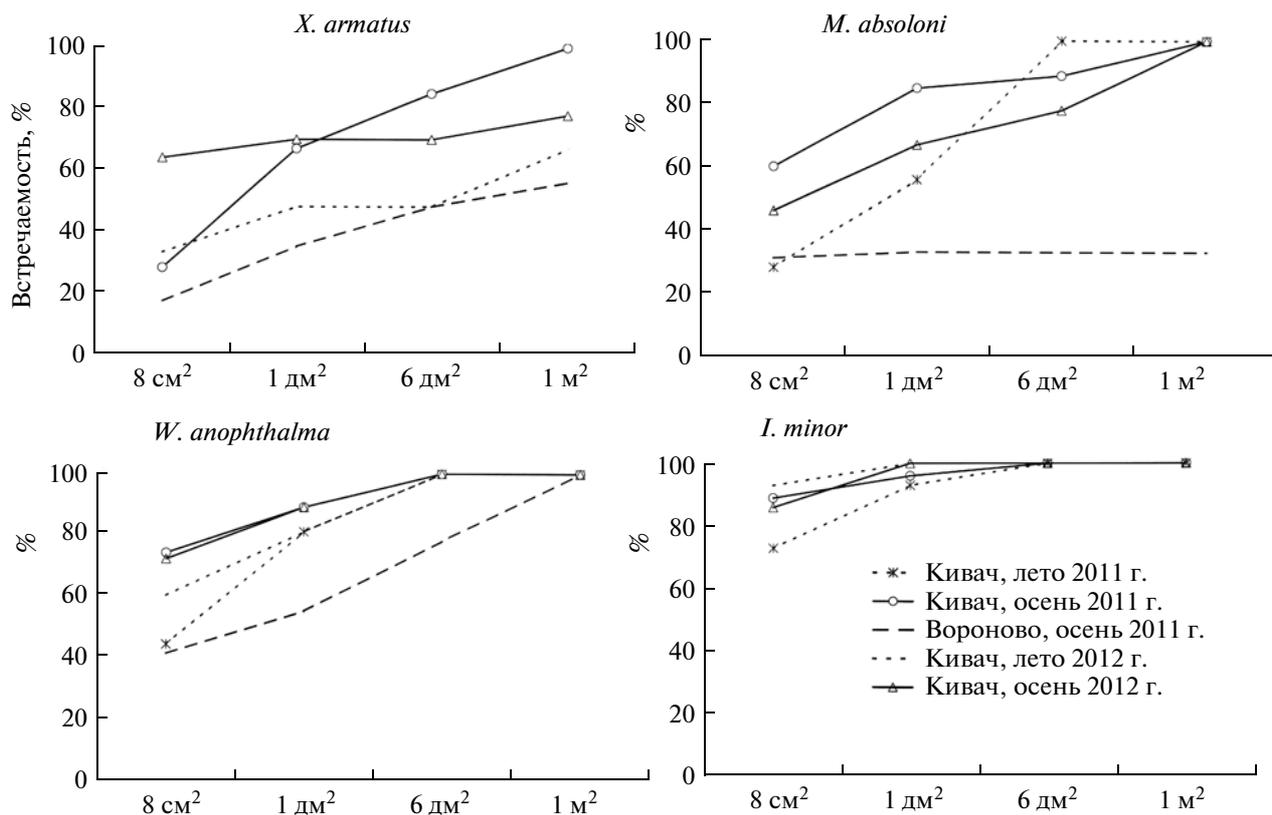


Рис. 3. Встречаемость модельных видов коллембол на участках разного размера.

ному. Иногда были хорошо выражены агрегации площадью 1 дм² (Кивач, осень 2011 г.) и 6 дм² (Кивач, осень 2012 г.), и во всех сериях были обнаружены очень крупные скопления (рис. 5). Пузырьковые диаграммы также показывают повышенную плотность на одном из трех участков площадью 1 м² во всех сериях проб. Таким образом, несмотря на хорошо выраженные в некоторых сериях средние и крупные агрегации, для распределения *M. absoloni* в целом характерен лишь один уровень мозаики – скопления метрового размера, в которых находилось от 4 тыс. до 13 тыс. особей (табл. 4). Мощность этих агрегаций может быть очень велика (>200), в связи с отсутствием вида на других участках площадью 1 м².

Isotomiella minor

Численность этого вида мало менялась по сезонам (табл. 3). Число особей в пределах биотопа колебалось в несколько десятков раз: от 0 до 45 экз./пробу. При средней плотности 3–6 экз./пробу *I. minor* был отмечен в 73–93% проб и обнаруживался практически на всех участках площадью 1 дм², являясь самым часто встречающимся видом (рис. 3).

Распределение *I. minor* было слабо агрегированным или случайным. Единичные скопления

встречали на участках всех изученных масштабов, однако в целом для этого вида они не характерны: индекс Кейси редко превышал 0.5 (рис. 6). Средние значения индекса Кейси, в отличие от большинства видов, почти не росли с увеличением шкалы наблюдений. Уровни агрегирования не выражены. Это демонстрируют и пузырьковые диаграммы (рис. 6). Однако разные пробные площади (Кивач – Вороново) резко отличались по численности популяций (табл. 3), что отражает наличие мозаики масштаба биотопов.

Довольно малочисленные агрегации, плотностью в среднем 8–13 экз./пробу были отмечены на каждом третьем дециметровом участке (табл. 4). Численность агрегаций возрастала от нескольких десятков особей в пятнах площадью 1 дм² до нескольких сотен – на участках в 6 дм². Иногда выделялись очень крупные агрегации, насчитывающие более 10 тысяч особей на площади 1 м². Мощность агрегаций всех уровней относительно невелика: разница с фоном в большинстве случаев не превышала 3–5 раз.

Willemia anophthalma

Численность *W. anophthalma* на разных пробных площадях была сходной. Локальная плот-

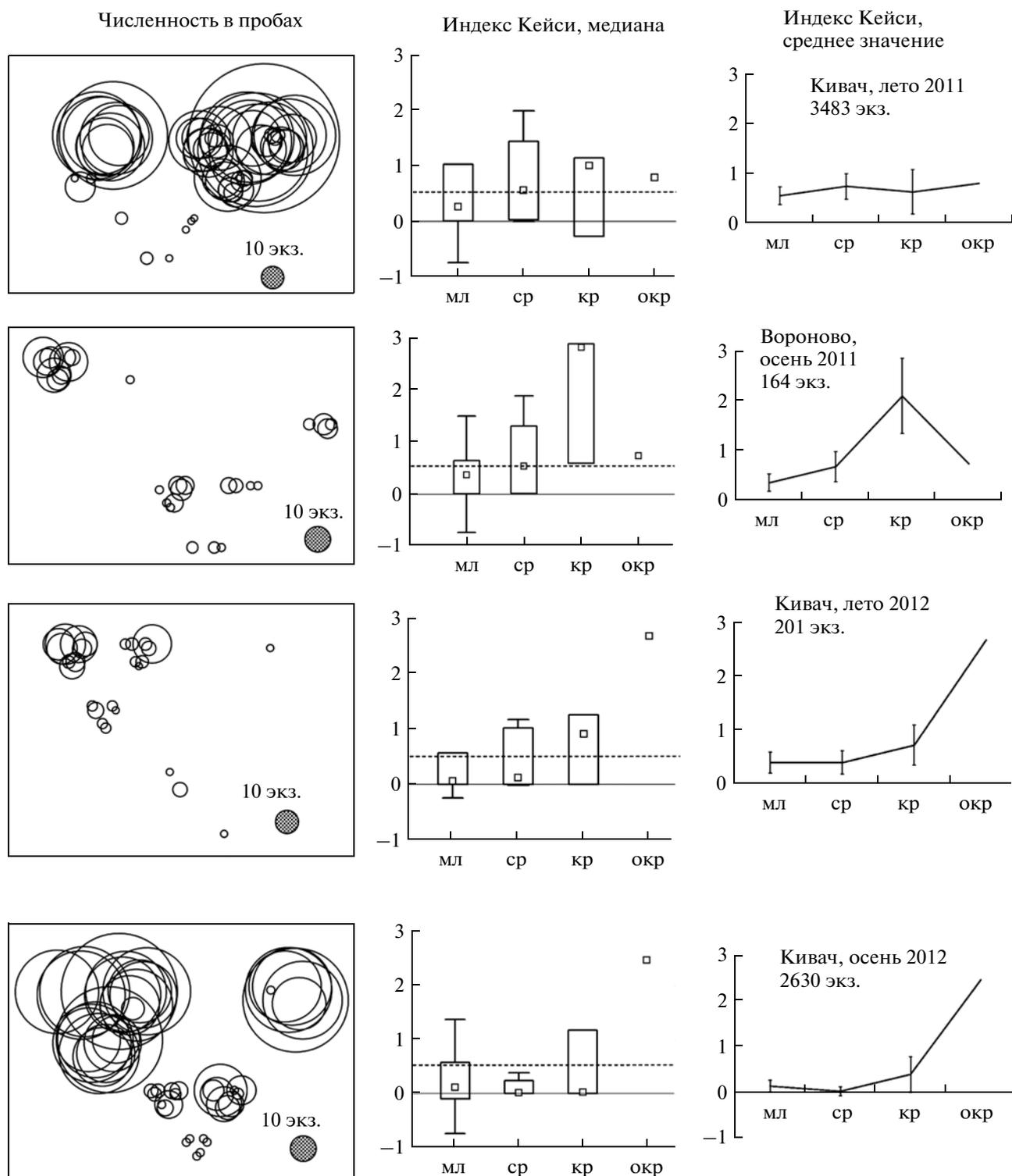


Рис. 4. Пространственное распределение *X. armatus* в разные сезоны и годы. На рис. 4–10 пунктирная линия на уровне 0.5 показывает условную границу, между “ковровым” и “очаговым” типом распределения – пояснения в тексте; Размеры агрегаций: мл – мелкие (8 см²), ср – средние (1 дм²), kr – крупные (6 дм²) и окр – очень крупные (1 м²).

ность внутри биотопа варьировала от 0 до 20, редко – до 40 экз./пробу. В течение вегетационного сезона обилие увеличивалось. При небольшой

плотности популяций этот вид встречался в 41–78% проб. *W. anophthalma* был отмечен на более чем 80% участках площадью 1 дм² и на всех участ-

Таблица 4. Характеристика агрегаций модельных видов на разных пространственных шкалах

Вид, показатель	Агрегации			
	мелкие	средние	крупные	очень крупные
<i>X. armatus</i> – высокая плотность, 2 серии (33–43 экз./пробу)				
X^* ($X^*_{\text{макс}}$), экз.	96–133 (447)	629–975 (1670)	4.5–10 тыс. (12 тыс.)	114 тыс. или агр. отс.
$x^*/M_{\text{ф}}$	3.5–4.7	2.2–7.6	5.1–13.4	30
% x^*	35–47	29–33	67	агр. есть
<i>X. armatus</i> – низкая плотность, 2 серии (2–3 экз./пробу)				
X^* ($X^*_{\text{макс}}$), экз.	20–22 (31)	54–214 (283)	414–1.1 тыс. (892)	4.9–9.0 тыс.
$x^*/M_{\text{ф}}$	3.7–6.8	8.4–8.7	5.8–8.9	3.8–110
% x^*	31–46	33–60	33–100	агр. есть
<i>M. absoloni</i> – высокая плотность, 2 серии (2.4–4.6 экз./пробу)				
X^* ($X^*_{\text{макс}}$), экз.	20–22 (47)	103–104 (254)	733–958 (1.3 тыс.)	9.6–13 тыс.
$x^*/M_{\text{ф}}$	4.3–10.3	1.8–9.2	2.5–3.1	6.6–>207
% x^*	35–55	33–87	100	агр. есть
<i>M. absoloni</i> – низкая плотность, 2 серии (1.4 экз./пробу)				
X^* ($X^*_{\text{макс}}$), экз.	8–20 (41)	42 (67)	167–412 (767)	4.3–4.6 тыс.
$x^*/M_{\text{ф}}$	6.1–22.6	4.8–5.0	8.4–12.9	10.3–13.3
% x^*	29–39	33–57	67	агр. есть
<i>I. minor</i> – средняя плотность, 4 серии (3.3 экз./пробу)				
X^* ($X^*_{\text{макс}}$), экз.	8–13 (45)	52–124 (179)	325–1.2 тыс. (592) или агр. отс.	2.2–11.8 тыс. или агр. отс.
$x^*/M_{\text{ф}}$	3.6–10.1	2.9–7.7	2.4–4.2 или агр. отс.	3.1 или агр. отс.
% x^*	28–37	33–67	33–67	агр. есть или отс.
<i>W. anophthalma</i> – высокая плотность, 2 серии (3.6–3.9 экз./пробу)				
X^* ($X^*_{\text{макс}}$), экз.	10–27 (41)	73–112 (154)	516–650 (1.2 тыс.)	8.8–12.4 тыс.
$x^*/M_{\text{ф}}$	4–11	2–5	2.5–10	3–25.5
% x^*	33–40	43–55	67	агр. есть
<i>W. anophthalma</i> – низкая плотность, 3 серии (1.1–1.7 экз./пробу)				
X^* ($X^*_{\text{макс}}$), экз.	5–7 (14)	24–54 (79)	146–192 (233)	1.8 тыс. или агр. отс.
$x^*/M_{\text{ф}}$	6–7	4–5	2–5	1.7 тыс. или агр. отс.
% x^*	11–29	33–55	33–100	агр. есть или отс.

Примечание. Указаны минимальные и максимальные величины средних значений показателей, полученных для разных учетных серий. x^* – плотность в агрегациях данного масштаба, $M_{\text{ф}}$ – средняя плотность вне агрегации, $x^*/M_{\text{ф}}$ – мощность агрегаций, % x^* – доля проб с агрегациями от общего числа проб данного масштаба, в которых обнаружен вид (агрегацией считали скопление плотностью более $M+SD$); $X^*_{\text{макс}}$ – расчетная величина среднего числа особей в агрегации, в скобках – максимальное значение; агр. – агрегация.

ках площадью 6 дм² в четырех сериях из пяти. Распределение *W. anophthalma* тяготело к случайному типу (рис. 7). Лишь в одной из серии из пяти были хорошо выражены агрегации среднего размера (Кивач, осень 2011). Иногда встречались агрегации площадью 1 м² (Вороново, осень 2011 г.), включавшие, по расчетам до 12 тыс. экз. (табл. 4).

Распределение других видов

Характер распределения модельных видов в общих чертах повторялся в разные сезоны, годы и на разных пробных площадях. Это позволяет включить в анализ даже те виды, численность которых превышала 1 экз./пробу лишь в 1–2 сериях. Среди таких видов есть партеногенетические

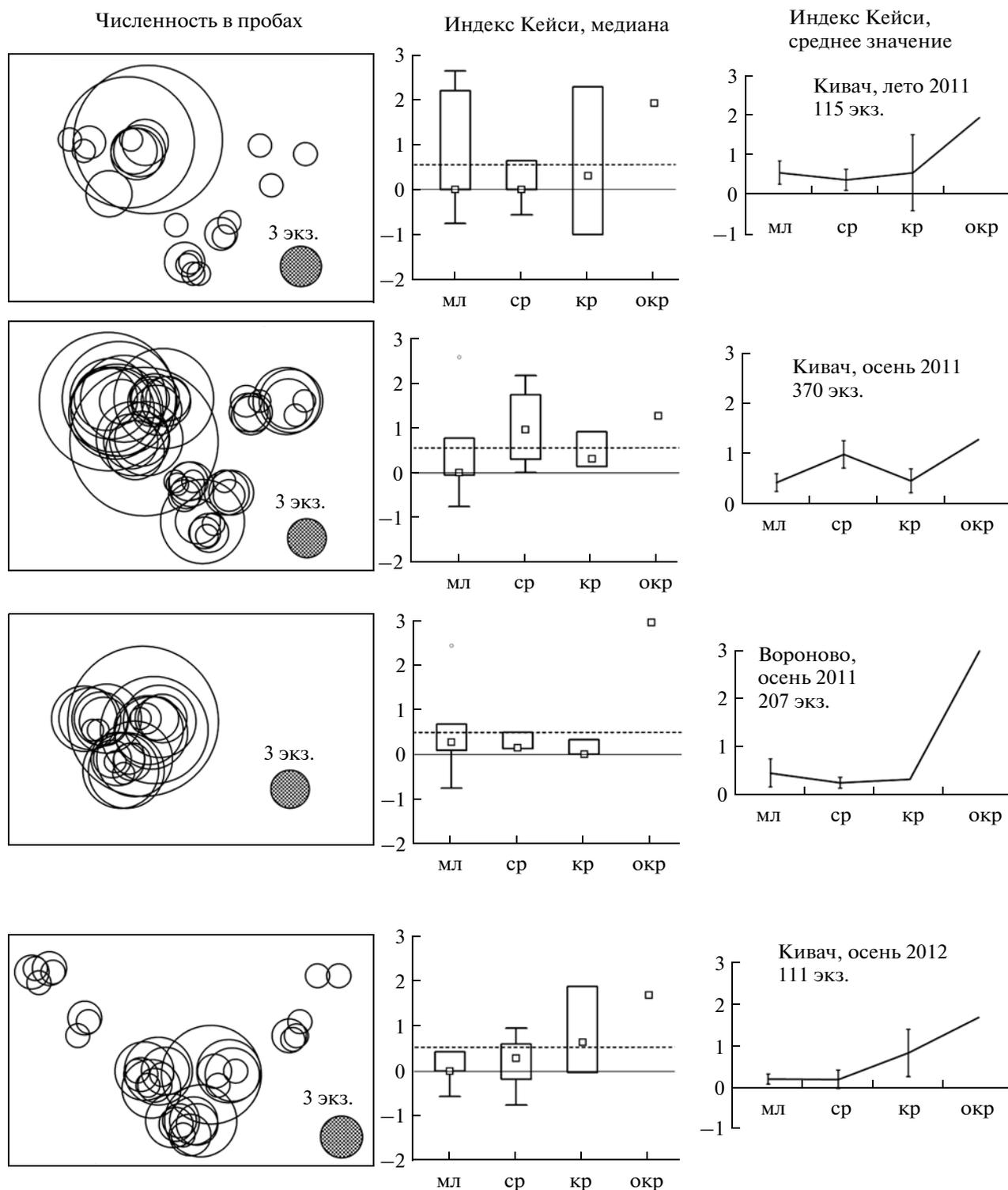


Рис. 5. Пространственное распределение *M. absoloni* в разные сезоны и годы.

(*Parisotoma notabilis*, возможно, *Arrhopalites secundarius*) и обоеполые (*Desoria* spp., *Protaphorura subarctica*, *Sminthurides schoetti*) формы. Анализ полученных по ним данных, вместе с выше описанными модельными видами позволяет выде-

лить два основных паттерна пространственного распределения коллембол (табл. 5).

1) Распределение, близкое к случайному: в пределах участков площадью 1 м² агрегации, если имеются, то слабые. Могут встречаться относи-

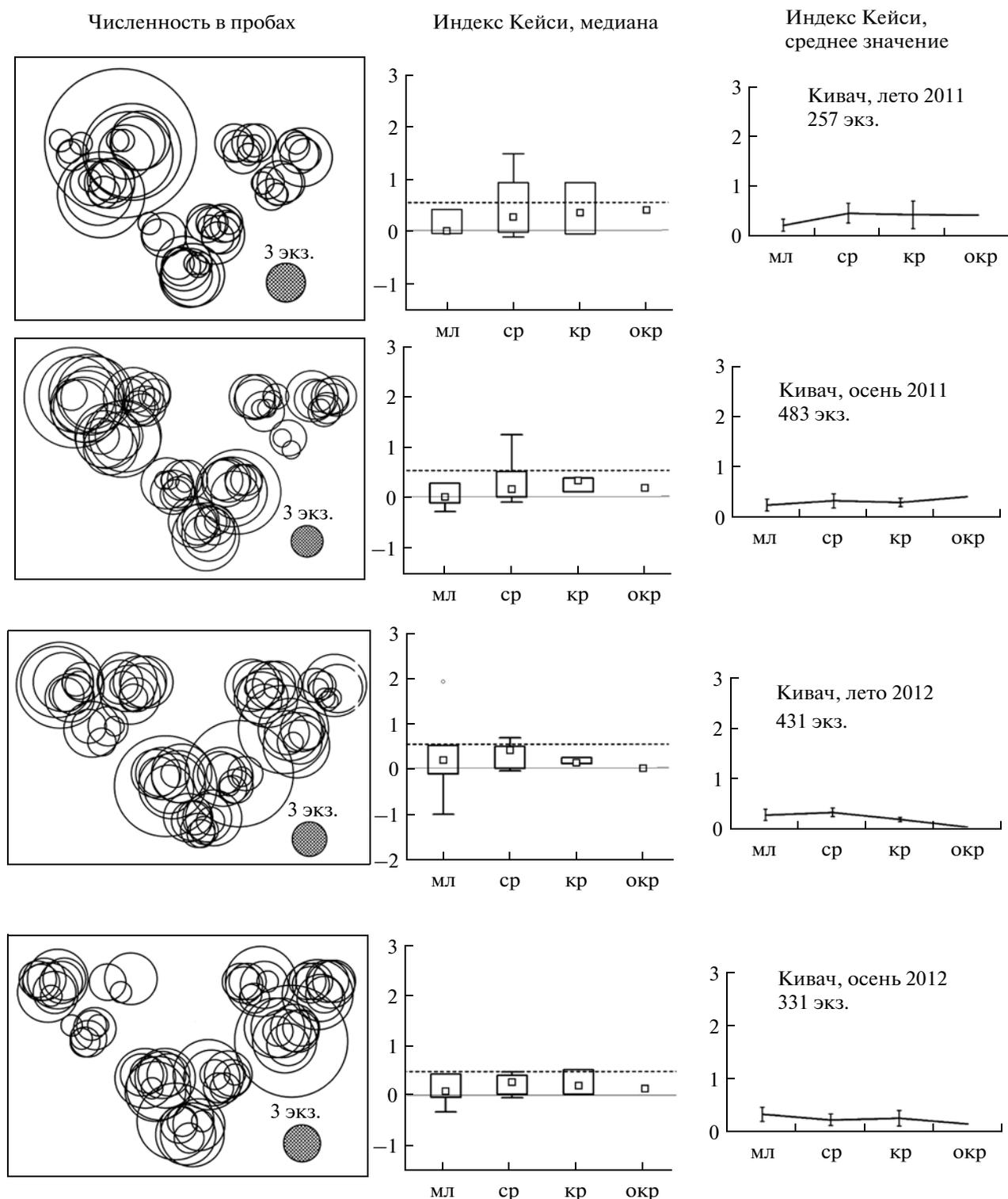


Рис. 6. Пространственное распределение *I. minor* в разные сезоны и годы.

тельно мощные мелкие и средние скопления, но они редки. Медиана индекса Кейси не превышает 0.5 и мало меняется в масштабе. Иерархия скоплений отсутствует. Такой “ковровый” тип распре-

деления отмечен у представителей всех групп жизненных форм как партеногенетических, так и обоеполюх: эуэдафических (*I. minor*, *W. anophthalma*), гемиедафических (*A. secundarius*) и поверхност-

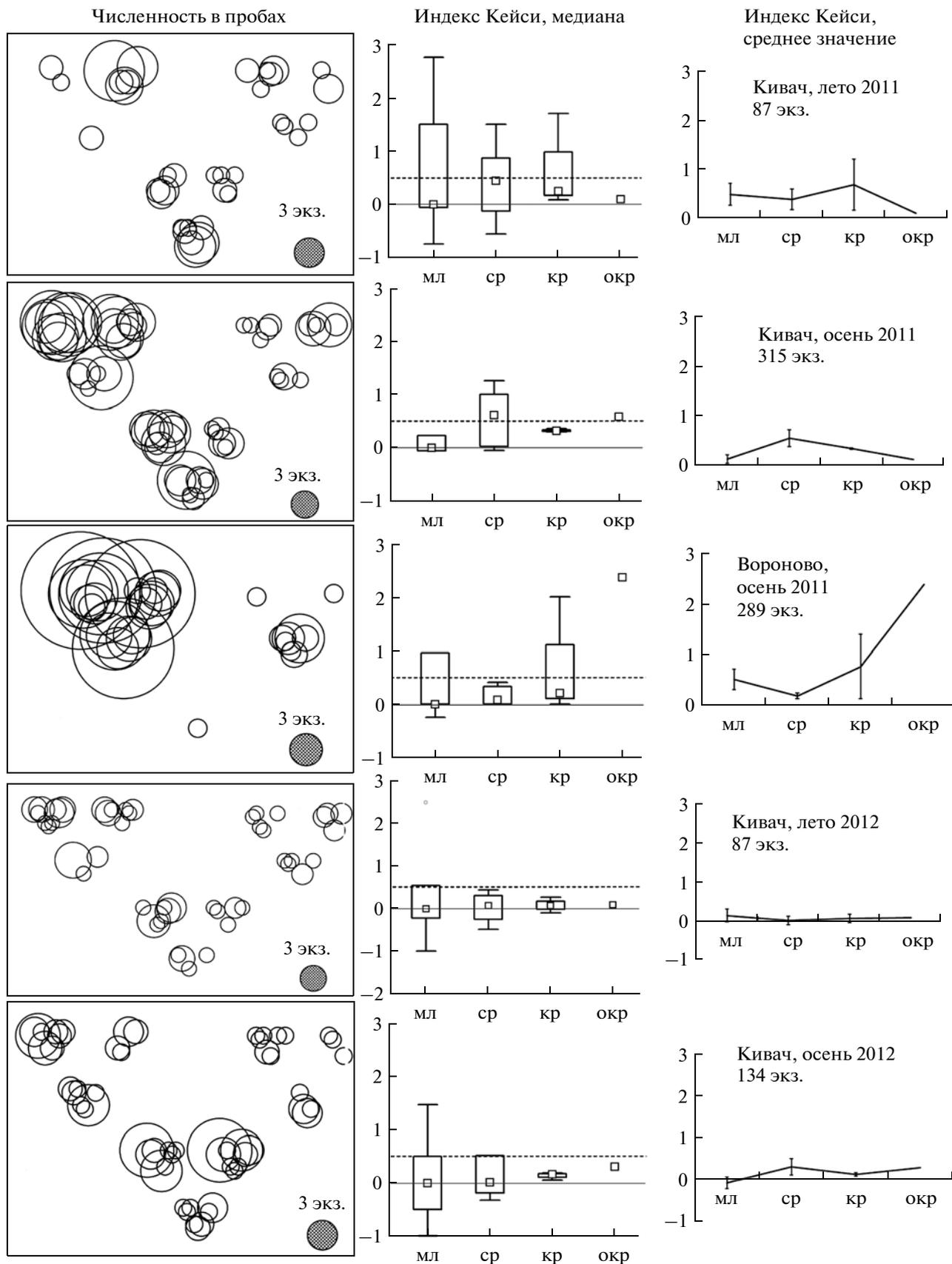


Рис. 7. Пространственное распределение *W. anophthalma* в разные сезоны и годы.

Таблица 5. Итоговая характеристика пространственного распределения изученных видов

Вид	Число серий	Жизненная форма	Тип пространственного распределения в пределах 1 м ²	Число уровней агрегирования в пределах 1 м ²	Очень крупные агрегации (1 м ²)	Встречаемость в пробах 8 см ²
<i>Desoria blekeni</i>	2	впд	Очаговый	1–3	+	Низкая
<i>D. hiemalis</i>	1	впд	Очаговый	2	+	Средняя
<i>D. olivacea</i>	1	впд	Очаговый	3	+	Средняя
<i>Xenyllodes armatus</i>	4	нп	Очаговый, иногда ковровый	0–2	+	Средняя
<i>Micraphorura absoloni</i>	4	гп	Очаговый или ковровый	0–1	+	Средняя
<i>Protaphorura subarctica</i>	2	вп	Очаговый или ковровый	0–1	–+	Средняя
<i>Arrhopalites secundarius</i>	2	пп	Ковровый Очаговый	0–1	–+	Высокая
<i>Willemia anophthalma</i>	5	гп	Ковровый иногда очаговый	0–1	–+	Средняя–высокая
<i>Isotomiella minor</i>	4	впч	Ковровый	0	–	Высокая
<i>Parisotoma notabilis</i>	1	нп	Ковровый	0	+	Средняя
<i>Sminthurides schoetti</i>	2	ней	Ковровый	0	–+	Высокая

Примечание. + Уровень выделяется; – не выделяется; –+ выделяется в отдельные сроки. Жизненная форма: поверхностно-обитающие (впд – верхнеподстилочная, ней – нейстонная), гемизадафические (нп – нижнеподстилочная, пп – подстильно-почвенная), эузадафические (впч – верхнепочвенная, гп – глубокопочвенная).

но-обитающих (нейстонный *S. schoetti*). Для этого паттерна характерна высокая встречаемость вида даже в мелких пробах (рис. 3, 8). Несмотря на довольно однородное распределение особей в пределах участков площадью 1 м² у таких видов может быть выражена более крупная мозаика: разница в численности между этими участками в биотопе и между разными биотопами одного типа, например, у *P. notabilis* (рис. 10).

2) При очаговом распределении обычны крупные скопления, площадью от нескольких квадратных дециметров до квадратного метра (и возможно, более). Мелкая мозаика хорошо выражена (*X. armatus*, *Desoria* spp.) или обычно отсутствует (*M. absoloni*). Встречаемость в пробах средняя или низкая (рис. 3, 9, 10, 11).

Для характеристики распределения *P. subarctica* информации пока недостаточно. Этот вид анализировали лишь в двух сериях. Осенью 2011 г., распределение было близким к случайному (рис. 10). Однако, летом 2012 г. обнаружили крупные скопления, состоящие из ювенильных особей, что может отражать тенденцию к скученной откладке яиц у этого вида.

Очаговый тип, как и “ковровый”, отмечен у партеногенетических и обоеполюх представителей всех групп жизненных форм. Интересно, что

три разных вида рода *Desoria* обнаружили весьма сходный рисунок распределения.

ОБСУЖДЕНИЕ

Целенаправленные исследования агрегаций обычно проводят двумя способами: 1) с помощью блоков вплотную расположенных проб (например, Usher, 1969; Takeda, 1979) и 2) регулярно расположенных проб в узлах решетки (например, Gutierrez-Lopez et al., 2010; Gao, Wu, 2012). Сплошное картирование первым способом дает наглядную и убедительную картину реального распределения особей, но из-за большой трудоемкости этот способ не пригоден для выявления наиболее крупной мозаики. Эту задачу хорошо решает второй способ, но из-за больших расстояний между пробами (обычно 1–5 м) результаты можно интерпретировать по-разному в зависимости от применения той или иной модели распределения. Одновременное изучение не только “редкой”, но и “частой” решетки проб, уточняет результаты, но увеличивает выборочное усилие.

Мы применили другой подход (иерархически расположенные группы проб), позволяющий описывать как мелкую, так и крупную мозаику распределения особей. Его достоинство – в экономии усилий за счет того, что одни и те же пробы

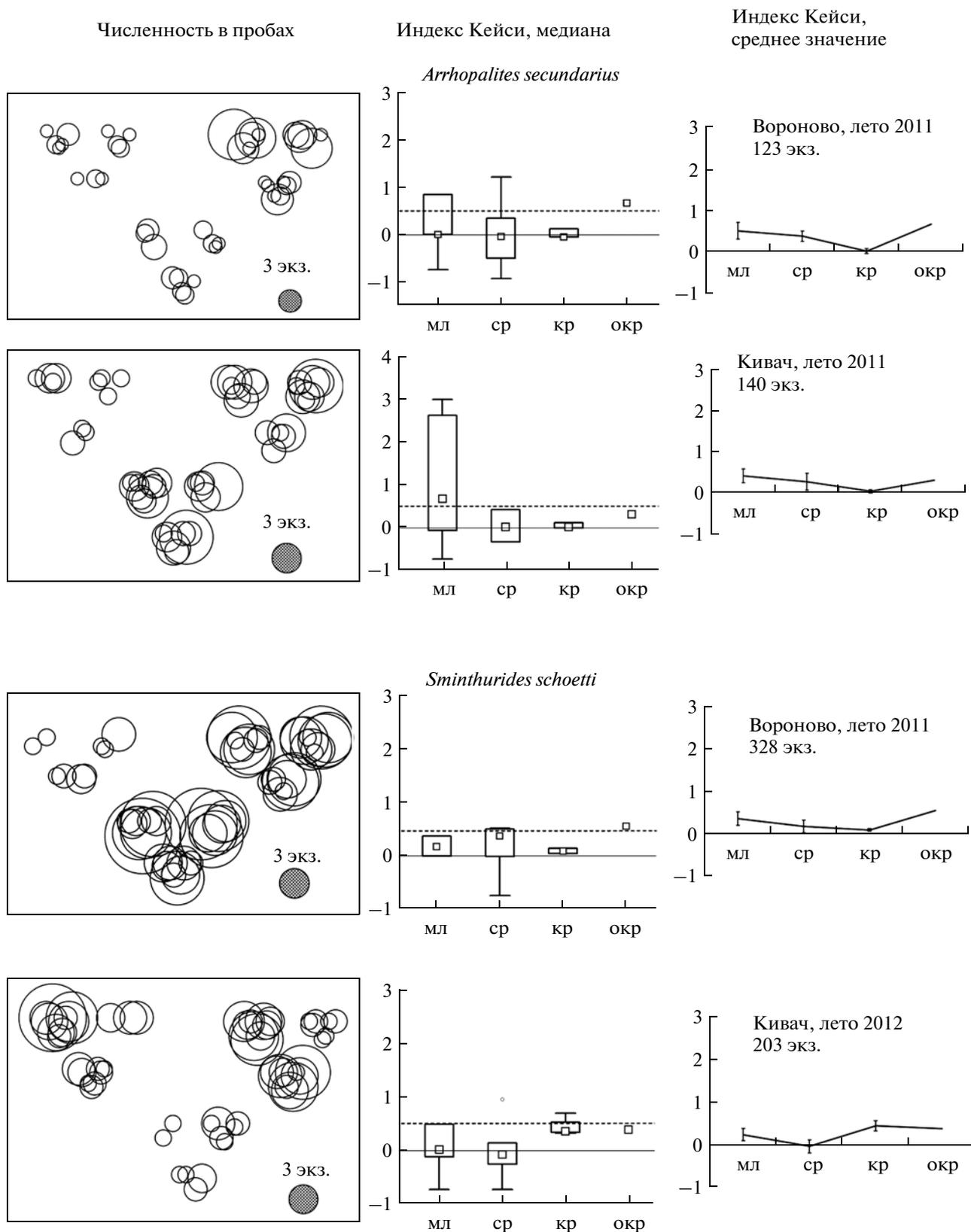


Рис. 8. Пространственное распределение некоторых видов *Symphyleona*.

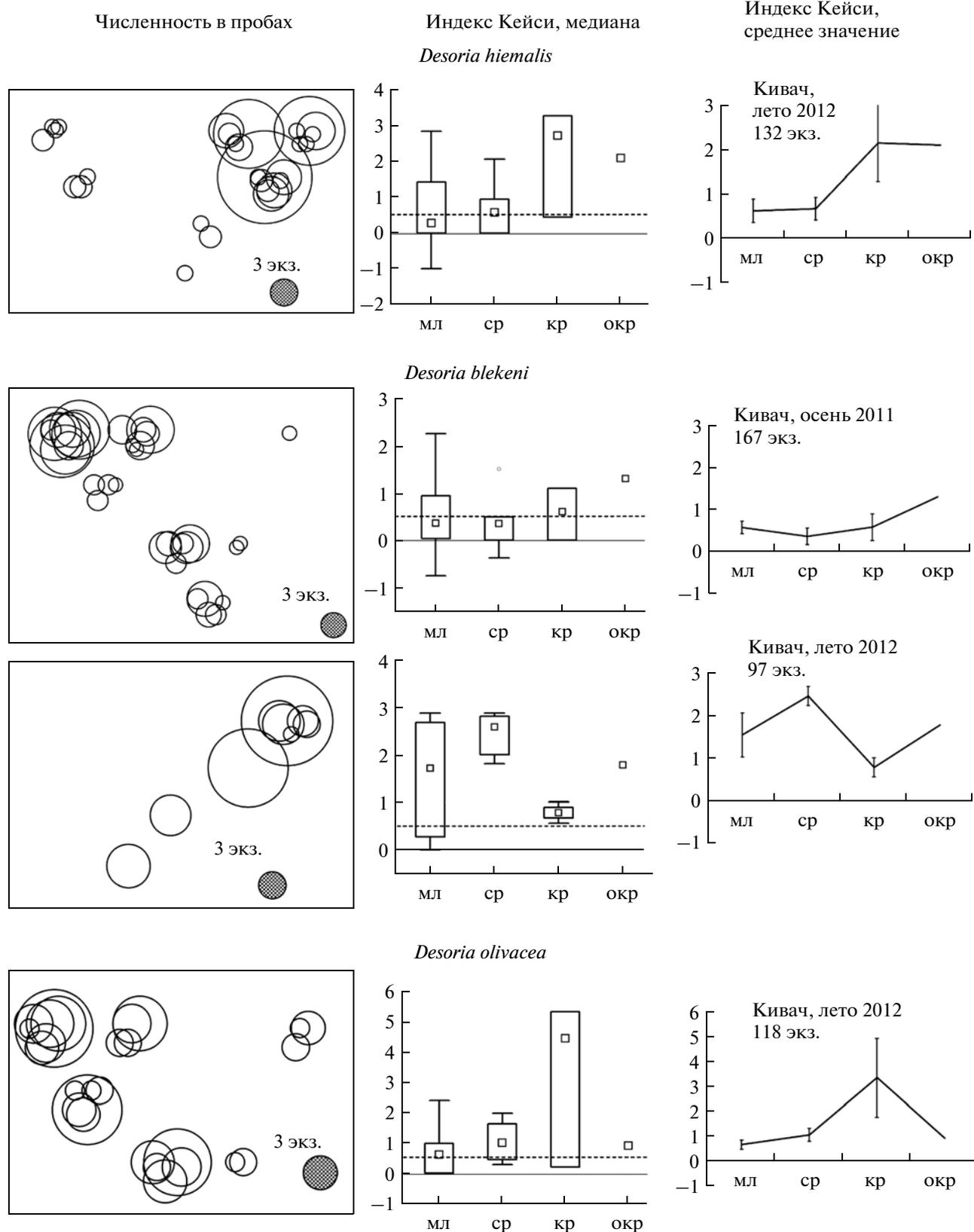


Рис. 9. Пространственное распределение некоторых видов рода *Desoria*.

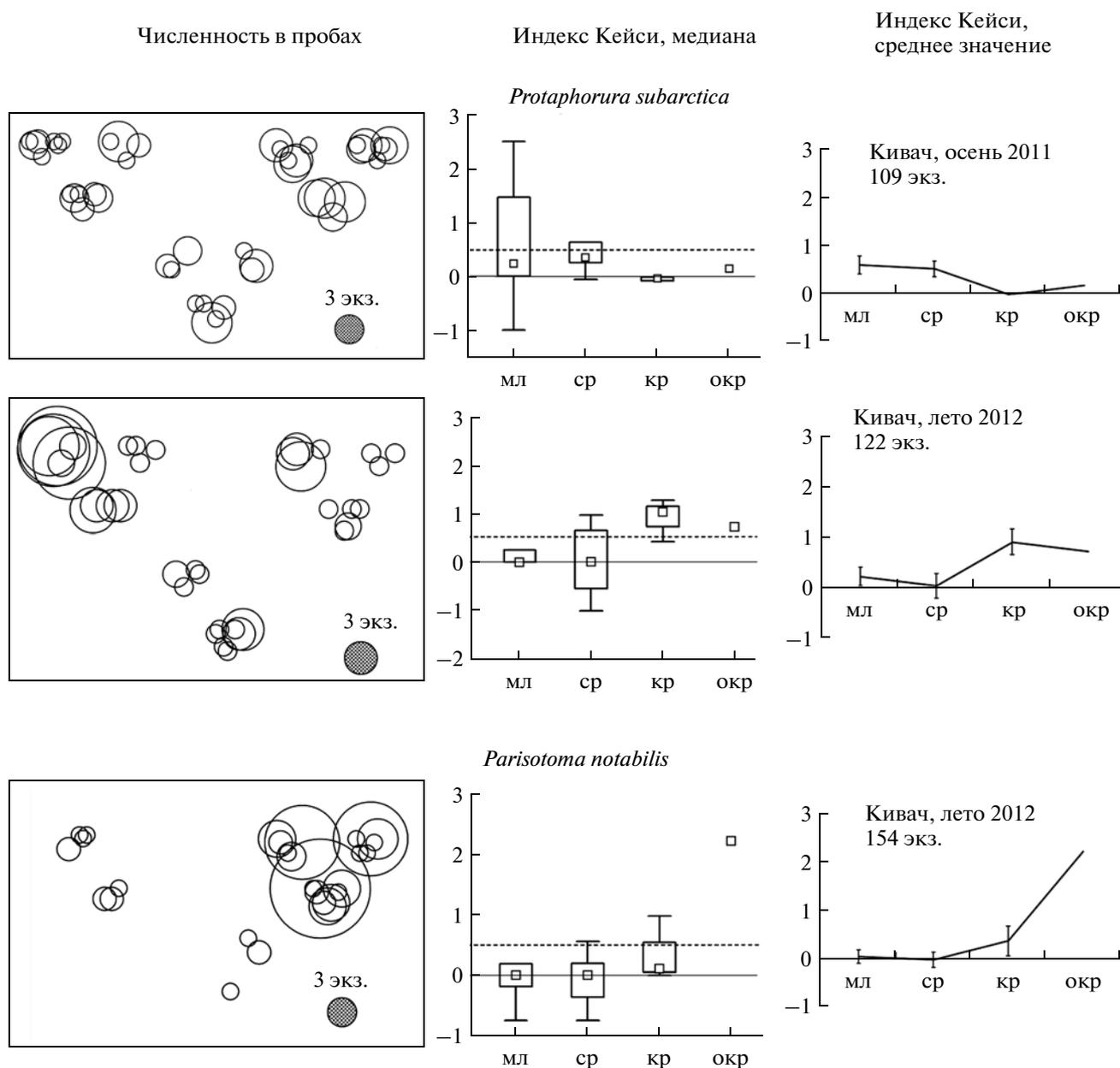


Рис. 10. Пространственное распределение *P. subarctica* и *P. notabilis*.

в разных сочетаниях участвуют в анализе распределения на разных пространственных шкалах. Этот подход хорошо известен гидробиологам, но в почвенной зоологии и экологии он только начал применяться. Так, с его помощью было проанализировано распределение гетеротрофных жгутиконосцев в диапазоне от 1 см до 10 м на сфагновом болоте (Тихоненков, Мазей, 2009), а также влияние рекреационной нагрузки на распределение коллембол елово-широколиственного леса (Таранец и др., 2011).

В целом принято считать, что размеры первичных агрегаций микроартропод имеют площадь

несколько квадратных сантиметров (обзоры Petersen, Luxton, 1982 и Hopkin, 1997). Отмечали и более крупные скопления диаметром до 30 см на лугах, на полях, в посадках хвойных деревьев (Glasgow, 1939; Usher, 1969; Чернова, 1982) и до 1 м – вокруг деревьев (Streit, 1982). Геоэкономические программы позволяют обнаружить еще более крупную мозаику. Так, в условиях средиземноморского климата выявлены сгущения плотности коллембол диаметром 20–27 м, а у Entomobryidae – даже 133 м (Gutierrez-Lopez et al., 2010). Сходная крупномасштабная мозаика (8–27 м) обнаружена и на полях северо-восточного Китая (Gao, Wu, 2012).

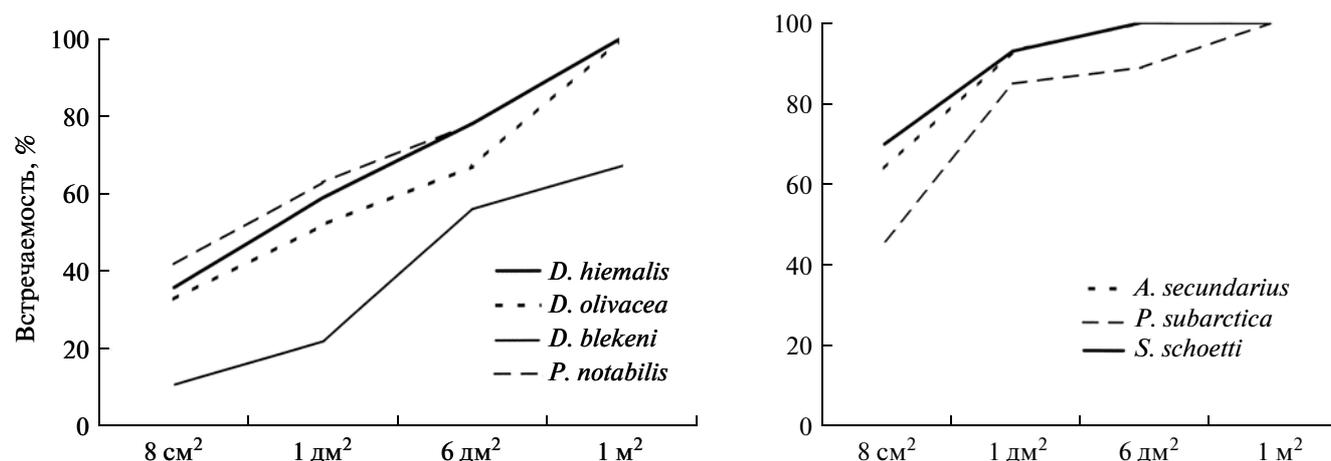


Рис. 11. Встречаемость некоторых видов коллембол на участках разного размера.

Такеда (Takeda, 1979) выделил 4 типа распределения коллембол в сосновом лесу (Япония): 1) случайное или слабо агрегированное, 2) мелкие агрегации объединяются в более крупные, 3) мелкие агрегации не объединяются в более крупные, 4) крупные агрегации без мелких. В нашем материале *I. minor*, *W. anophthalma*, *A. secundarius* и *S. schoetti* обнаружили распределение 1 типа, названное нами “ковровым”. *X. armatus* и все *Desoria* показали распределение 2-го типа, *M. absoloni* – 4-го типа, оба эти типа рассматриваются нами вместе как “очаговый”. Не отмечено примеров 3-го типа, т.е. при четкой выраженности мелких агрегаций у изученных нами видов всегда обнаруживали и более крупные скопления.

Результаты любой учетной серии – это лишь моментальный “снимок” динамических процессов перемещения особей в пространстве биотопа, связанных с питанием, размножением, расселением. Этот “снимок” выглядит как картина скопившихся или рассеявшихся особей. Ашер (Usher, 1969) предложил выделять 3 типа изменений распределения микроартропод, связанных с ростом плотности их популяций, при которых: 1) возрастает число агрегаций, но не число особей в агрегациях; 2) число агрегаций не меняется, но они включают больше особей; 3) возрастает и число агрегаций, и число особей в них.

Все три модельных вида (*X. armatus*, *M. absoloni*, *W. anophthalma*), у которых можно было изучить распределение, как при высокой, так и при низкой (но более 1 экз./пробу) плотности, показали, что число особей в агрегациях с ростом численности растет (табл. 4). Однако мощность агрегаций с ростом плотности у всех видов в целом не становится выше. Это должно означать, что рост численности происходит сходными темпами как в агрегациях, так и вне их. Вместе с тем число агрегаций (% x^*) с ростом численности меняется по-

разному: у *M. absoloni* растет, у *W. anophthalma* – растет только число мелких скоплений, но не крупных, у *X. armatus* – число агрегаций при высокой и низкой плотности сходно.

M. absoloni был отнесен Ашером (Usher, 1969) к видам, меняющим свое распределение по 1-му типу, однако в нашем материале это вид скорее 3-го типа, т.к. число особей в агрегациях зависело от плотности популяции (табл. 4). Однако, как и у Ашера – это вид, для распределения которого характерна крупная мозаика из пятен диаметром около 30 см. *X. armatus* соответствует 2 типу. *W. anophthalma* обнаружил ситуацию, при которой вид относится к 3-му типу на мелком масштабе и ко 2-му – на крупном.

I. minor отнесен нами к видам с “ковровым” типом распределения из-за отсутствия выраженных агрегаций в условиях ненарушенных сфагновых сосняков. Однако в лесопарках ближнего Подмосковья этот вид, напротив, отмечен как сильно агрегированный (Таранец и др., 2011). Вероятно, повышенная агрегированность в последнем случае связана с высокой чувствительностью *I. minor* к любым антропогенным нагрузкам (Кузнецова, 2002). Усиление роста мозаичности распределения – характерная реакция многих видов на вытаптывание. В лесопарках ближнего Подмосковья даже вдали от троп, по сути, отсутствуют ненарушенные участки.

В ряде случаев удавалось связать степень агрегированности с жизненной формой вида: у поверхностно-обитающих коллембол этот показатель средний между эу- и гемизафическими (Takeda, 1979). Обнаруживали, что более глубоко живущие виды сильнее агрегированы (Joosse, 1971). В нашем материале среди всех групп жизненных форм были как слабо, так и сильно агрегированные виды.

Можно предположить, что сходство общих особенностей поведения родственных видов должно отражаться и на сходстве паттернов их распределения. Действительно, все три изученных нами вида одного рода (*Desoria*) обладали сходным рисунком пространственного размещения особей (рис. 9).

Связь численности коллембол с физико-химическими свойствами среды, например с влажностью, неоднократно обнаруживали разные авторы (Poole, 1961; Takeda, 1979; Verhoef, van Selm, 1983; Booth, Usher, 1984 и др.). В нашей работе такие связи с влажностью и содержанием органического вещества тоже обнаружены. Параллельно мы изучали пространственное распределение коллембол на разных, но однотипных, пробных площадях (обычно изучают один участок). Оценка роли факторов при сравнении этих площадей, а также разных сезонов и лет исследования, колебалась от положительной до отрицательной или несущественной, что говорит об эпизодическом и/или локальном характере влияния внешних факторов в пределах биотопа. Такой вывод представляется тем более обоснованным, что в условиях сфагнового сосняка эти факторы мало меняются внутри биотопа (значения коэффициента вариации *CV* менее 10%) и сходны в разные сезоны. Относительная влажность субстратов была постоянно высокой, и ее значения почти не различались в разные годы и на разных пробных площадях (табл. 1). Органическое вещество проб практически целиком состояло из живых и отмерших частей мхов. Пищевая ценность таких субстратов невелика, тем более что сфагнумы обладают хорошо известным микробоцидным действием, тормозящим развитие грибов и бактерий, т.е. микрофлоры, служащей основой питания коллембол. В таком случае небольшие колебания массы субстратов проб, действительно, не должны влиять на обилие коллембол.

Полученные паттерны распределения коллембол в условиях высокой выравненности внешних факторов среды обусловлены, в первую очередь, именно внутренними причинами. С одной стороны, совместная откладка яиц при размножении, группировка на дискретно распределенных пищевых ресурсах, скопления в оптимальных условиях увлажнения при линьках (Joosse, 1971; Leinaas, 1983), а также объединение коллембол при защите от хищников, присутствие которых стимулирует сближение особей (Negri, 2004), должны приводить к усилению агрегаций. С другой стороны, расселение, напротив, ведет к ослаблению гетерогенности распределения. Кроме того, показано, что перемещение коллембол происходит с учетом присутствия других особей того же вида (Bengtsson et al., 2002). Суммирующий результат этих процессов – наличие или отсутствие агрегаций. Особенности биологии пока мало изучены у

анализируемых нами видов, поскольку они плохо культивируются в лаборатории. Лишь для *P. notabilis* показан скученный характер откладки яиц в культурах (Sharma, Kevan, 1963), что согласуется с агрегациями, хотя и очень крупного, метрового размера, выявленными в наших материалах в природных условиях.

Наши данные показали, что многие виды коллембол отличаются друг от друга распределением: в каждый момент времени наличием или отсутствием четких агрегаций, их размерами, иерархией мозаик. Однако более интересно то, что особенности распределения видов воспроизводятся в разные сезоны, годы, при разных уровнях численности и на разных территориях. Другими словами, признаки распределения могут оказаться более видоспецифичными, чем это принято считать сегодня. Наши оценки параметров распределения видов, безусловно, носят вероятностный и предварительный характер. Выяснить их точность можно, лишь накопив достаточное число повторностей учетных серий.

Дальнейшая проверка гипотезы требует аналогичных учетов как в других биотопах, где виды могут жить, так и в других регионах. Напротив, по-видимому, не следует переоценивать роль внешних факторов в распределении видов внутри одного микроместообитания. Даже когда эта связь статистически обоснована, отсутствие ее воспроизводимости в другие годы, сезоны, на разных территориях наводит на мысль скорее о случайном, необязательном или кратковременном характере влияния внешних факторов на распределение коллембол в изученных местообитаниях.

Исследования пространственного распределения коллембол должны стать связующим звеном между данными о биологии и экологии видов, с одной стороны, и данными о сложении популяционных мозаик в сообщество – с другой.

ВЫВОДЫ

1. Рисунок пространственного распределения особей у большинства многочисленных видов коллембол относительно устойчив во времени и пространстве, по крайней мере, в однотипных условиях сфагновых биотопов одного региона.

2. Пространственная структура популяций разных видов коллембол тяготеет к двум вариантам: 1) “ковровому”, со случайным или слабо агрегированным распределением и высокой встречаемостью и 2) “очаговому”, с хорошо выраженными агрегациями разного размера и низкой или средней встречаемостью.

3. У ряда видов с “очаговым” распределением отмечена иерархия мозаик: до трех уровней агрегирования в масштабе от 1 дм² до 100 м².

4. Три изученных вида одного рода (*Desoria*) обладали сходным рисунком пространственного распределения особей.

5. Относительная влажность и масса органического вещества в условиях избыточного увлажнения почвы — не существенные факторы горизонтального распределения коллембол в пределах сфагновых биотопов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны А.И. Азовскому за разработку оригинальной схемы расположения образцов и ценные советы по статистической обработке результатов. А.Б. Бабенко уточнил определение ряда видов. Содержательный анализ работы А.Б. Бабенко и К.В. Макаровым способствовал существенно улучшению рукописи.

Работа выполнена при финансовой поддержке разных организаций: А.К. Сараева — РФФИ (12-04-01239), М.Б. Потапов и Н.А. Кузнецова поддержаны грантом Минобрнауки России (632-2014 “Основы современной систематики почвенных членистоногих”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аринушкина Е.В.*, 1970. Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во МГУ. 491 с.
- Кузнецова Н.А.*, 2002. Биотопические группы коллембол (*Collembola*) в подзоне широколиственно-хвойных лесов Восточной Европы // Зоологический журнал. Т. 81. № 3. С. 306–315.
- Покаряевский А.Д., Гонгальский К.Б., Зайцев А.С., Савин Ф.А.*, 2007. Пространственная экология почвенных животных. М.: Товарищество научных изданий КМК. 174 с.
- Разнообразие почв и биоразнообразие в лесных экосистемах средней тайги. 2006. Отв. ред. Н.Г. Федоренко. М.: Наука. 287 с.
- Таранец И.П., Смуров А.В., Кузнецова Н.А.*, 2011. Оценка горизонтального распределения почвенных коллембол методом “разноразмерных треугольников” // Известия Пензенского государственного педагогического университета имени В.Г. Белинского. Естественные науки. № 25. С. 22–28.
- Таранец И.П., Смуров А.В., Кузнецова Н.А.*, 2012. Репрезентативность проб разного размера при учете численности и оценке горизонтального распределения почвенных коллембол // Вестник Московского университета. Серия Биология. № 3. С. 44–48.
- Тихоненков Д.В., Мазей Ю.А.*, 2009. Пространственная структура сообщества гетеротрофных жгутиконосцев сфагнового болота // Журнал общей биологии. Т. 70. № 1. С. 52–67.
- Чернова Н.М.*, 1982. Распределение микроартропод в пахотном слое // Антропогенное воздействие на фауну почв. М.: Изд-во МГПИ. С. 3–10.
- Чернова Н.М., Чугунова М.Н.*, 1967. Анализ пространственного распределения почвообитающих микроартропод в пределах одной растительной ассоциации *Pedobiologia*. Bd. 7. S. 67–87.
- Azovsky A.I., Chertoprood E.S., Saburova M.A., Polikarpov I.G.*, 2004. Spatio-temporal variability of micro- and meiobenthic communities in a White Sea intertidal sandflat // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. V. 60. P. 663–671.
- Bengtsson G., Rydén T., Öhrn M.S., Wiktorsson M.*, 2002. Statistical Analysis of the Influence of Conspecifics on the Dispersal of a Soil Collembola // *Theoretical Population Biology*. V. 61. P. 97–113.
- Benoit J.B., Elnitsky M.A., Schulte G.G., Lee R.E., Denlinger D.L.*, 2008. Antarctic collembolans use chemical signals to promote aggregation and egg laying // *Journal of Insect Behavior*. V. 22. № 2. P. 121–133.
- Booth R.G., Usher M.B.*, 1984. Arthropod communities in maritime antarctic moss-turf habitat: effect of the physical and chemical environment // *Journal of Animal Ecology*. V. 53. № 2. P. 879–893.
- Christiansen K.*, 1970. Experimental studies on aggregation and dispersion of *Collembola* // *Pedobiologia*. V. 10. P. 180–198.
- Coulson S.J., Hodkinson J.D., Webb N.R.*, 2003. Microscale distribution patterns in high Arctic soil microarthropod communities: the influence of plant species within the vegetation mosaic // *Ecography*. V. 26. № 6. P. 801–809.
- Detsis V.*, 2009. Relationships of some environmental variables to the aggregation patterns of soil microarthropod populations in forests // *European journal of soil biology*. V. 45. P. 409–416.
- Gao M., Wu D.*, 2012. Multi-scale spatial heterogeneity of *Collembola* in farmland in Sanjiang Plain, Northeast China // Abstracts of XVI International Colloquium on Soil Zoology. August 6–10, 2012. Coimbra: University of Coimbra. P. 49.
- Glasgow J.P.*, 1939. A population study of subterranean soil *Collembola* // *Journal of Animal Ecology*. V. 8. № 2. P. 323–353.
- Grear J.S., Schmitz O.J.*, 2005. Effects of grouping behavior and predators on the spatial distribution of a forest floor arthropod // *Ecology*. V. 86. P. 960–971.
- Gutierrez-Lopez M., Jesus J.B., Trigo D., Fernandez R., Novo M., Diaz-Cosin D.J.*, 2010. Relationships among spatial distribution of soil microarthropods, earthworm species and soil properties // *Pedobiologia*. V. 53. P. 381–389.
- Hopkin S.P.*, 1997. Biology of springtails (Insecta: Collembola). Oxford: Oxford University Press. 330 p.
- Joosse N.G.*, 1970. The formation and biological significance of aggregations in the distribution of *Collembola* // *Netherlands Journal of Zoology*. V. 20. № 3. P. 299–314.
- Joosse N.G.*, 1971. Ecological aspects of aggregation in *Collembola* // *Rev. Ecol. Biol. Sol.* T. 8. P. 91–97.
- Kampichler C.*, 1999. Fractal concepts in studies of soil fauna // *Geoderma*. V. 88. P. 283–300.
- Kuznetsova N.A.* Classification of collembolan communities in the East-European taiga // *Pedobiologia*. 2002. V. 46. № 3–4. P. 373–384.

- Negri I., 2004. Spatial distribution of Collembola in presence and absence of a predator // *Pedobiologia*. V. 48. P. 585–588.
- Leinaas H.P., 1983. Synchronized moulting controlled by communication in group-living Collembola // *Science*. V. 219. № 4581. P. 193–195.
- Petersen H., Luxton M., 1982. Comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes // *Oikos*. V. 39. P. 287–388.
- Poole T.B., 1961. An ecological study of the Collembola in a coniferous forest soil // *Pedobiologia*. V. 1. S. 113–137.
- Sereda E., Blick T., Dorow W.H.O., Wolters V., Birkhofer K., 2012. Spatial distribution of spiders and epedaphic Collembola in an environmentally heterogeneous forest floor habitat // *Pedobiologia*. V. 55. P. 241–245.
- Sharma G.D., Kevan D.K., 1963. Observations on *Isotoma notabilis* (Collembola, Isotomidae) in Eastern Canada // *Pedobiologia*. Bd. 3. H. 1. S. 34–47.
- Streit B., 1982. Microarthropod population gradients and aggregations in the soil of a mixed temperate deciduous forest // *Revue Suisse De Zoologie*. T. 89. F. 4. P. 993–1004.
- Takeda H., 1979. Ecological studies of collembolan populations in a pine forest soil IV. Comparison of distribution patterns // *Researches on Population Ecology*. V. 21. P. 120–134.
- Usher M.B., 1969. Some properties of the aggregations of soil arthropods: Collembola // *Journal of Animal Ecology*. V. 38. № 3. P. 607–622.
- Verhoef H.A., van Selm A.J., 1983. Distribution and population dynamics of Collembola in relation to soil moisture // *Holarctic Ecology*. V. 6. P. 387–394.
- Vucic-Pestic O., Birkhofer K., Rall B.C., Scheu S., Brose U., 2010. Habitat structure and prey aggregation determine the functional response in a soil predator–prey interaction // *Pedobiologia*. V. 53. P. 307–312.

DIFFERENT-SCALE DISTRIBUTION OF COLLEMBOLA IN UNIFORM GROUND COVER: SPHAGNUM MOSS

A. K. Saraeva¹, M. B. Potapov², N. A. Kuznetsova²

¹*Institute of Forest, Karelian Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk 185910, Russia*
e-mail: saraeva68@inbox.ru

²*Moscow Pedagogical State University, Moscow 129164, Russia*
e-mail: mpnk@yandex.ru

Patterns of spatial distribution of Collembola were studied in sphagnum pine forests (northwestern European part of Russia, Karelia) in habitats of the same types using plots with the areas from 1 dm² to 100 m². The fractal design of counts by groups of samples taken at the distance from 5 cm to 10 m from each other was used. The mosaic distribution and the density of aggregations were assessed on different scales. Based on four model species, the patterns of spatial distribution were shown to be species specific and constant in time and space. Two main types of species distribution (“covering” and “spotty”) were distinguished. It was revealed that relative humidity, mass of moss and litter thickness were factors that insignificantly affected the collembolan distribution within wet biotopes.

Keywords: Collembola, space distribution, fractal design of sampling, aggregations, patches of different sizes, mosaic structure, pattern of distribution