

УДК 595.713:631.46

РАЗНОМАСШТАБНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КОЛЛЕМБОЛ (COLLEMBOLA) В ОДНОРОДНОМ НАПОЧВЕННОМ ПОКРОВЕ: УСТОЙЧИВОСТЬ ПАРАМЕТРОВ В ПРОСТРАНСТВЕ И ВРЕМЕНИ

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

¹Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск 185910, Россия

²Московский педагогический государственный университет, Москва 129164, Россия

e-mail: mpnk@yandex.ru

Поступила в редакцию 01.12.2014 г.

Проверяли гипотезу о том, что для мелких почвенных членистоногих — коллембол характерны видоспецифичные паттерны локального пространственного распределения. Под паттерном понимали комбинацию агрегаций разного размера либо, наоборот, отсутствие явно выраженных скоплений. Наличие таких паттернов было показано нами ранее для ряда многочисленных видов коллембол сфагновых сосняков Карелии с помощью особого, фрактального, дизайна учетов группами проб, удаленных друг от друга на разные расстояния. В данной работе на примере ногохвосток зеленомошных и лишайниковых сосняков выясняли, сохраняются ли особенности распределения видов, выявленные в сфагновых сосняках, в мезофитных и ксерофитных условиях при варьирующих значениях фактора влажности. Показано, что и в более сухих местообитаниях признаки локального пространственного распределения видов в разные сезоны и годы различались, как правило, не существенно. Были описаны характеристики скоплений коллембол разного уровня: их плотность и мощность относительно фона. Дана оценка встречаемости видов в зависимости от размера участка. В целом, характерные признаки локального пространственного распределения отдельных видов коллембол сохранялись не только внутри биотопа, но и в местообитаниях разного типа. Однако видоспецифичность паттернов не была абсолютной. У некоторых видов в ксерофитных условиях возрастала агрегированность. Обсуждаются типы перераспределения коллембол в пространстве при росте плотности их популяций.

Ключевые слова: коллемболы, пространственное распределение, фрактальный дизайн учетов, агрегации, скопления разного масштаба, мозаичность, паттерн распределения, лишайниковые, зеленомошные и сфагновые сосновые леса

DOI: 10.7868/S0044513415090147

Сегодня пространственная экология (“spatial ecology”) почвенных животных развивается в нескольких направлениях. Есть ряд обобщений в области макроэкологии, рассматривающей крупномасштабное распределение (large-scale distributions) видов (Vanbergen et al., 2007; Fiera, Ulrich, 2012 и др.). Важно заметить, что в этих и других работах по макроэкологии крупномасштабной называют не детальную, как в картографии, а наоборот, более общую картину. На локальном уровне все чаще начинают использовать элементы фрактального дизайна учетов и методы геостатистики (Pauli et al., 2010; Berner et al., 2011; Nielsen et al., 2012). Такие работы выполняют и на мелких почвенных членистоногих — коллемболах, или ногохвостках (например, Таранец и др., 2011).

Распределение коллембол в пределах относительно однородных условий биотопа в масштабах

сантиметры — метры оставляет впечатление высокой вариабельности в динамике (Takeda, 1979; Usher, 1969; Verhoef, van Selin, 1983; Grear, Schmitz, 2005). В то же время, социальные аспекты поведения коллембол, определяющие их совместное нахождение при линьках, кладках яиц и пр., довольно видоспецифичны (обзор Hopkin, 1997). Можно ожидать, что особенности биологии и этологии коллембол так или иначе проявляются в картине размещения особей в биотопе. Действительно, перечисленные выше авторы обычно выделяли группы видов с разным характером распределения особей. Однако на основе анализа литературных данных не представляется возможным выяснить, существуют ли в целом у видов свойственные им особенности горизонтального распределения из-за разных подходов авторов к схемам учета и анализа.

Обычно применяемые способы учета удобны для выявления паттернов либо на малых, либо на больших масштабах, как уже обсуждалось нами ранее (Сараева и др., 2015). Этого недостатка лишен фрактальный дизайн учетов, но его лишь недавно начали применять при изучении разных групп почвенных организмов (см. выше). Можно сказать, что описание локального пространственного распределения до сих пор носило “кейсовый” характер. Анализ проводили на каком-либо участке, но не повторяли его в аналогичных условиях в других биотопах, районах или регионах. Чтобы перейти к системному изучению пространственного распределения, необходимо использовать один и тот же алгоритм учетов и анализа. Его применение на разных территориях позволило бы накапливать в базах данных сравнимую информацию. Именно такой алгоритм мы попытались предложить в данном цикле из двух статей.

Недостаточная разработанность представлений о взаимном пространственном расположении особей педобионтов тормозит дальнейшее развитие исследований структуры и функций почвенных сообществ (Ettema, Wardle, 2002). Опыт наиболее развитых направлений в экологии, таких как фитоценология, показывает, что ключевым подходом в понимании организации сообществ может стать анализ популяционных мозаик видов, особенно, если обнаруживаются их относительное постоянство и видоспецифичность. Для решения этой задачи применительно к коллемболам на первом этапе было важно убедиться, что характерные признаки распределения особей одного вида существуют хотя бы в пределах однородного напочвенного покрова в однотипных местообитаниях. Это удалось показать на примере изучения распределения коллембол в сфагновых сосняках Карелии (Сараева и др., 2015).

Цель данной работы — выяснить, будут ли повторяться характерные черты пространственного распределения коллембол в условиях разнотипных местообитаний. Для этого приведен анализ материала, собранного в сосняках зеленомошных и лишайниковых Карелии. Эти сосняки вместе с уже изученными сфагновыми сосняками представляют предельно широкий спектр местообитаний, ординированных по влажности. Именно этот фактор обычно определяет распределение коллембол в рядах местообитаний (Ponge, 1993; Kuznetsova, 2002 и др.). Сохранение паттернов распределения коллембол в таком широком диапазоне условий, очевидно, можно рассматривать как показатель их устойчивости, а в сочетании с разнообразием вариантов — и видоспецифичности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Характеристика биотопов. Исследования проводили в двух различающихся рельефом районах Карелии, расположенных в 10 км друг от друга: заповедник “Кивач” (62°16' с.ш., 34°00' в.д.) и окрестности д. Вороново (62°10' с.ш., 34°00' в.д.). В каждом районе были обследованы зеленомошные и лишайниковые сосняки, по две пробные площади в каждом типе леса и в каждом районе. Выбранные участки одного типа леса разных районов были сходны по растительному покрову и почвенным характеристикам, что позволяет рассматривать их как повторности.

Пробные площади сосняков зеленомошных представляют собой чистые сосновые насаждения в возрасте 180 лет со вторым ярусом ели и небольшой примесью березы. Подрост, подлесок и кустарниковый ярус практически отсутствуют. Общее проективное покрытие мохового яруса на пробных площадях 99%. Наибольшее участие в его сложении принимают *Pleurozium schreberi* (59%) и *Hyloconium splendens* (20%). Микрорельеф выражен слабо. Почвы обоих участков представлены комплексом иллювиально-железистых и иллювиально-гумусово-железистых подзолов. Средние показатели pH водной суспензии 3.9.

Пробные площади сосняков лишайниковых — это чистые сосновые насаждения в возрасте 170 лет. Подрост и подлесок отсутствуют. Общее проективное покрытие мохово-лишайникового покрова 100%, из них 60% — мхи (*Pleurozium schreberi*), 40% — лишайники (*Cladonia rangiferina*). В травяно-кустарничковом ярусе всего четыре вида: вереск обыкновенный, марьянник луговой, черника и брусника. Общее проективное покрытие не превышает 1–2%. Почвы поверхностно-подзолистые песчаные, pH водной суспензии 3.9 (Разнообразие почв и биоразнообразие в лесных экосистемах средней тайги, 2006). Характеристика погодных условий в период исследований дана Сараевой и др. (2015).

Полевые учеты. Образцы отбирали по схеме А.И. Азовского, подробно описанной в работе Сараева и др. (2015). При этом пробы стандартного размера (8 см²) располагали в углах разномаштабных треугольников со сторонами от 10 см до 10 м. Учеты проводили летом и осенью 2011 и 2012 гг. в заповеднике “Кивач” и окрестностях д. Вороново. Это дало возможность выяснить устойчивость параметров пространственного распределения видов во времени и пространстве. Всего было взято 10 серий из 810 проб: 486 проб (6 серий) в зеленомошных сосняках и 324 (4 серии) — в лишайниковых.

В зеленомошных сосняках распределение коллембол изучали в однородном покрове *Pleurozium schreberi*, в сосняках лишайниковых — *Cladonia rangiferina*. Отбор проводили на всю глубину под-

Таблица 1. Относительная влажность проб ($RH \pm SD$) и коэффициент вариации (CV) (в процентах)

Участок	Год	Сезон	Сосняк зеленомошный		Сосняк лишайниковый	
			$RH \pm SD$	$CV, \%$	$RH \pm SD$	$CV, \%$
Кивач	2011	Лето	45.8 ± 12.3	26.9	27.4 ± 7.6	27.8
		Осень	31.3 ± 7.9	25.1	24.7 ± 5.5	22.3
	2012	Лето	39.3 ± 8.4	21.3	—	—
		Осень	46.5 ± 11.5	24.8	—	—
Вороново	2011	Лето	16.7 ± 4.5	26.7	10.3 ± 4.2	40.9
		Осень	34.8 ± 5.4	15.4	31.4 ± 5.6	17.9

Примечание. Прочерк — учеты не проводили, SD — среднее квадратичное отклонение.

Таблица 2. Диагностические признаки типов распределения

Показатель	Тип распределения	
	“ковровый”	“очаговый”
Медиана индекса Кейси в тестируемой выборке	<0.5 на участках всех размеров	≥0.5 на участках хотя бы одного размера
Уровни агрегирования (разноразмерные скопления)	Не выделяются	Выделяются (один или более)

стилки, захватывая 2–3 см подподстилочного горизонта почвенным буром диаметром 3.2 см. Для всех 810 проб получены оценки фактора влажности (табл. 1) по стандартной методике (Аринюшкина, 1970). Коллембол экстрагировали из проб с помощью воронок Тульгрена. Все ногохвостки были заключены в микропрепараты с жидкостью Фора.

Анализ результатов. Распределение коллембол изучали с помощью следующих характеристик: индекса агрегированности Кейси, уровней агрегирования, мощности агрегаций, абсолютного числа особей в агрегациях и встречаемости — подробно описанных в статье Сараевой и др. (2015). Мелкими названы агрегации площадью не менее 8 см², средними — не менее 1 дм², крупными — не менее 6 дм², очень крупными — не менее 1 м². Численность вне агрегации называли фоновой. Агрегации, превышающие в 5–7 раз плотность особей вне скоплений, считали мощными. Связь численности видов с влажностью образцов оценивали по коэффициенту корреляции Спирмена. Расчеты проводили для каждого отдельно взятого масштаба после нормализации данных (Azovsky et al., 2004). Ногохвосток, собранных в однотипных сосняках на разных пробных площадях (Кивач и Вороново), считали относящимися к разным популяциям.

В качестве обобщенных характеристик нами были выделены два типа распределения коллембол: “ковровое” и “очаговое” (Сараева и др., 2015). При “ковровом” распределении медиана

индекса Кейси менее 0.5 и уровни агрегирования, соответственно, не выделяются (табл. 2). Мощные агрегации иногда встречаются, но их немного: менее 15% среди мелких скоплений. Для “очагового” распределения характерны высокие значения индекса Кейси (с медианой 0.5 и выше), мощные агрегации, один или более уровней агрегирования. Важно отметить, что тип распределения выделяли не для всего биотопа, а для участков площадью 1 м².

РЕЗУЛЬТАТЫ

Параметры пространственного распределения описывали для видов, количество экземпляров которых хотя бы в двух учетных сериях (81 проба) превышало 1 экз./пробу: *Anurophorus septentrionalis*, *Desoria hiemalis*, *Parisotoma notabilis*, *Isotomiella minor*, *Mesaphorura yosii*, *Willemia anophthalma* (табл. 3). Еще 2 вида были достаточно многочисленными (*Lepidocyrtus lignorum* и *Micranurida pygmaea*), но лишь в одной серии.

Isotomiella minor — самый многочисленный вид, как в зеленомошных, так и лишайниковых сосняках. Во все сроки учетов его средняя плотность превышала 1 экз./пробу, мало меняясь по сезонам и годам (табл. 3). Максимальное число особей, отмеченное в одной пробе, достигало 31 и 39 экз. в зеленомошном и лишайниковом сосняках, соответственно. В зеленомошнике вид был отмечен в большинстве проб (рис. 1) при средней плотности 3–6 экз./пробу в разных сериях. Как

Таблица 3. Количество особей модельных видов коллембол в учетных сериях

Вид, показатель	ЖФ	ТЛ	Кивач, 2011		Вороново, 2011		Кивач, 2012		Всего экз.	Среднее число экз./пробу
			лето	осень	лето	осень	лето	осень		
<i>I. minor</i>	Э	З	297	388	192	218	338	452	1885	3.9
		Л	182	371	144	113	—	—	810	2.5
<i>D. hiemalis</i>	П-в	З	147	16	134	0	278	22	597	1.2
		Л	56	4	156	6	—	—	222	0.7
<i>P. notabilis</i>	Г	З	120	102	46	36	255	201	760	1.6
		Л	4	8	0	0	—	—	12	<0.1
<i>M. yosii</i>	Э	З	85	71	18	19	92	84	369	0.8
		Л	18	54	12	153	—	—	237	0.7
<i>A. septentrionalis</i>	П-к	З	32	131	34	171	62	226	656	1.3
		Л	3	0	114	302	—	—	419	1.3
<i>W. anophthalma</i>	Э	З	50	113	4	42	64	237	510	1.1
		Л	30	65	0	16	—	—	111	0.3
Число экз. анализируемых видов		З	731	821	428	486	1089	1222	4777	9.8
		Л	242	375	352	519	—	—	1488	4.6
Общее число коллембол в выборке		З	928	974	591	528	1357	1500	5878	12.1
		Л	371	601	542	691	—	—	2205	6.8

Примечание. Жирным шрифтом выделены выборки с плотностью более 1 экз./пробу, используемые в дальнейшем анализе. Жизненные формы (ЖФ): поверхностно-обитающие (П-в — верхнеподстилочная, П-к — кортицикольная), гемизафические (Г), эузафические (Э). Тип леса (ТЛ): З — сосняк зеленомошный, Л — сосняк лишайниковый. Прочерк — учеты не проводили.

самый часто встречающийся в биотопе вид отмечался почти на всех участках площадью 1 дм² (по данным трех отдельных проб). В лишайнике при меньшей плотности (в среднем 2.5 экз./пробу) обнаруживался, как правило, лишь на половине дециметровых участков.

В обоих биотопах распределение *I. minor* было слабоагрегированным или случайным. Индекс агрегированности обычно принимал значения от 0 до 0.5. С увеличением шкалы наблюдений, т.е. на участках большего размера, агрегированность вида сохранялась на прежнем уровне, но чаще снижалась (рис. 2). При этом распределение приближалось к случайному. Такая картина наблюдалась и в разные сезоны (лето, осень), и в разные годы (2011, 2012 гг.), и на разных пробных площадях биотопов одного типа (Кивач, Вороново). Довольно однородный характер распределения вида соответствует “ковровому” типу и не позволяет выделить уровни агрегирования. Мелкие агрегации насчитывали около 10 экз., а их мощность относительно фона обычно не превышала 6 (табл. 4). Однако в ксерофитном лишайниковом покрове распределение вида становилось менее однородным: появлялись участки пониженной плотности (рис. 2, “пузырьковые” диаграммы, лето 2011). В результате начинала проявляться крупномасштабная мозаика. Это единственный случай обна-

ружения у данного вида хорошо выраженных очень крупных скоплений мощностью 6.5 (табл. 4).

Почти трехкратная разница в плотности популяций *I. minor* на разных пробных площадях сосняков лишайниковых в Киваче и Вороново осенью 2011 г. отражала мозаику масштаба биотопов в ксерофитных условиях. При этом параметры распределения особей в пределах 1 м² сохранялись, несмотря на различия в плотности популяций. В зеленомошниках, напротив, численности разных популяций *I. minor* (Кивач и Вороново) были сходны.

***Anurophorus septentrionalis*.** Численность этого кортицикольного вида в изучаемых нами межкрупных пространствах, как правило, невелика (табл. 3). Плотность популяций в изученных сосняках была в среднем 1.3 экз./пробу, достигая локального максимума 17 и 26 экз./пробу в зеленомошном и лишайниковом сосняках, соответственно. При довольно низкой плотности вид регулярно обнаруживали в пробах обоих биотопов, встречаемость достигала почти 100% уже на дециметровых участках большинства серий (рис. 1).

В зеленомошном и лишайниковом местообитаниях скопления *A. septentrionalis* в пределах участков площадью 1 м² были слабо выражены, что не позволяет выделить характерные уровни

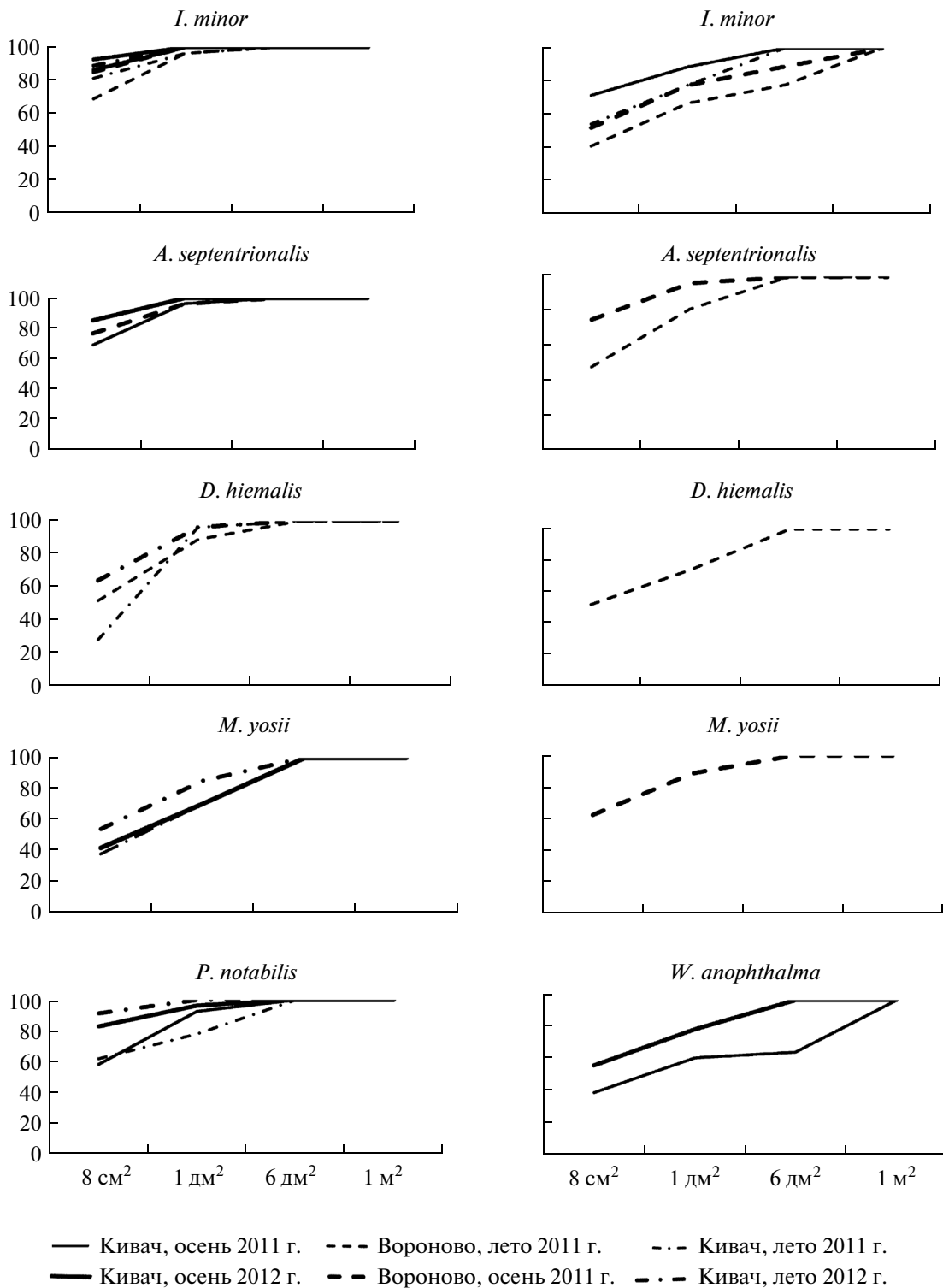


Рис. 1. Встречаемость модельных видов коллембол на участках разного размера сосняков зеленомошных (слева) и лишайниковых (справа). Для *P. notabilis* и *W. anophthalma* показаны только данные по зеленомошным соснякам.

агрегирования (рис. 3). Немногие агрегации, обнаруживаемые на участках разного размера, имели небольшую мощность (табл. 4). Это распределение, по сути, “коврового” типа, близкое к слу-

чайному. Тем не менее, в масштабе всего биотопа иногда обнаруживали очень крупные по площади скопления, в которых находилось от 4 до 10 тыс. особей (рис. 3, табл. 4). Характерно, что их отме-

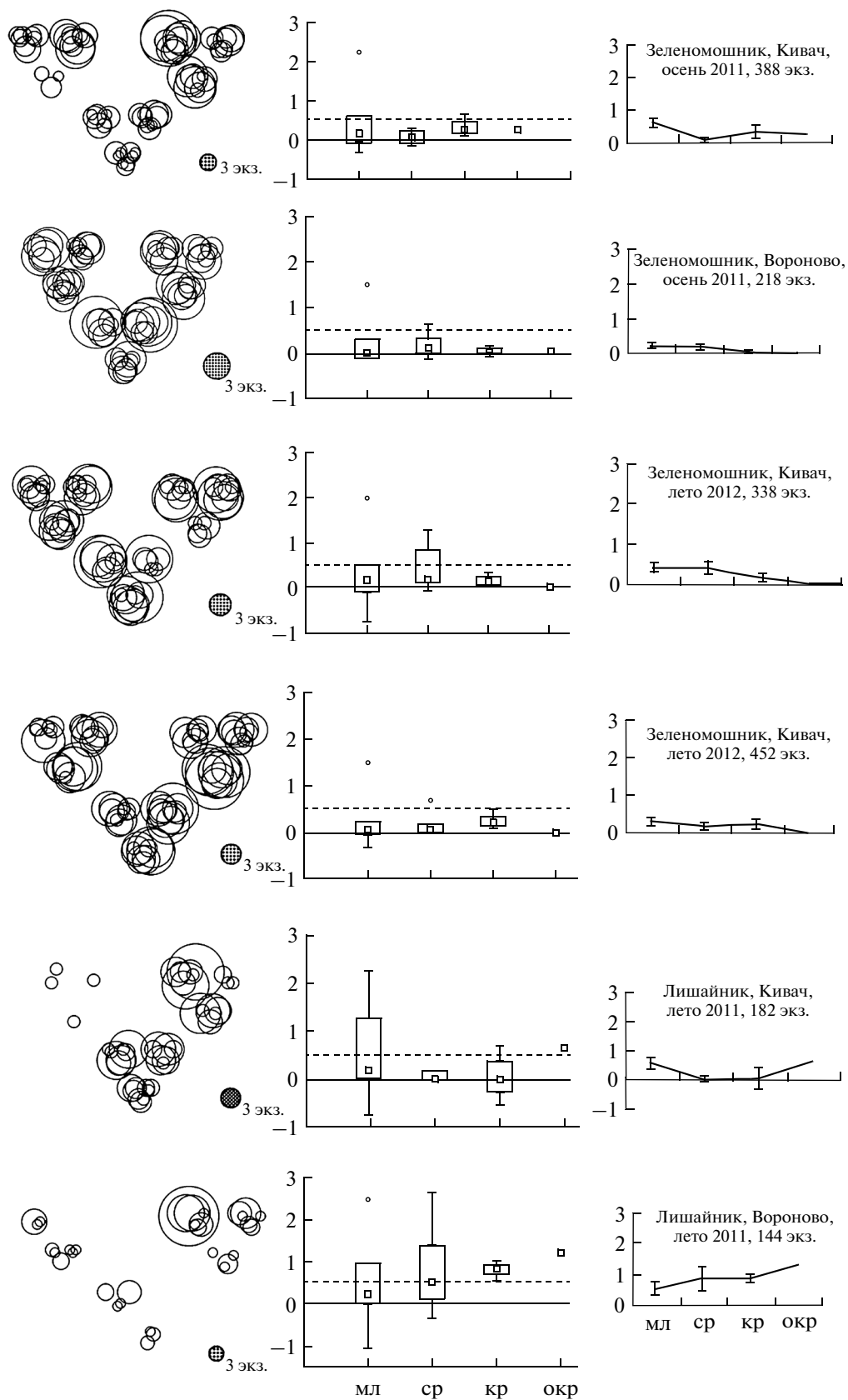


Таблица 4. Характеристика агрегаций *I. minor*, *A. septentrionalis* и *P. notabilis* на разных пространственных шкалах

Вид, показатель	Агрегации			
	мелкие	средние	крупные	очень крупные
I. minor — высокая плотность, 4 серии (3.7–5.6 экз./пробу), зеленомошный сосняк				
X* (X* _{макс}), экз.	7–12 (23)	88–133 (237)	572–675 (867) или агрегации отсутствуют	7.1–9.6 тыс. или агрегации отсутствуют
x*/M _ф	3.6–5.3	2.2–5.1	2.2–2.4 тыс. или агрегации отсутствуют	2.1–2.3
I. minor — низкая плотность, 2 серии (2.4–2.7 экз./пробу), зеленомошный сосняк				
X* (X* _{макс}), экз.	6–10 (18)	60–65 (112)	183–342	агрегации отсутствуют
x*/M _ф	3.8–5.8	2.7–5.5	1.9–2.6	
I. minor — низкая плотность, 3 серии (1.4–2.2 экз./пробу, лишайниковый сосняк				
X* (X* _{макс}), экз.	9–10(39)	46–87(283)	125–375 (658) или агрегации отсутствуют	5.1 тыс. или агрегации отсутствуют
x*/M _ф	4.7–13.6	1.8–7.2	4.3–4.7	6.5
I. minor — высокая плотность, 1 серия (4.6 экз./пробу), лишайниковый сосняк				
X* (X* _{макс}), экз.	12 (26)	100 (142)	496 (542)	агрегации отсутствуют
x*/M _ф	5	2.5	3.5	
A. septentrionalis — 3 серии (1.6–2.8 экз./пробу), зеленомошный сосняк				
X* (X* _{макс}), экз.	4–8 (17)	31–67 (112)	192–267 или агрегации отсутствуют	2.5 тыс. или агрегации отсутствуют
x*/M _ф	3.8–5	3.3–4.4	2.6–3.5	1.4
A. septentrionalis — высокая плотность, 1 серия (3.7 экз./пробу), лишайниковый сосняк				
X* (X* _{макс}), экз.	9 (26)	73 (117)	575 (942)	10.1 тыс.
x*/M _ф	5.2	2.5	2.2	5.4
A. septentrionalis — низкая плотность, 1 серия (1.4 экз./пробу), лишайниковый сосняк				
X* (X* _{макс}), экз.	8 (16)	46 (133)	267 (433)	3.9 тыс.
x*/M _ф	4	3.8	3	6
P. notabilis — высокая плотность, 2 серии (2.5–3.1 экз./пробу), зеленомошный сосняк				
X* (X* _{макс}), экз.	5–6 (8)	58–63 (83)	161–333	4.7 тыс. или агрегации отсутствуют
x*/M _ф	3.5–7.5	2–2.3	1.7–1.9	1.3
P. notabilis — низкая плотность, 2 серии (1.3–1.5 экз./пробу), зеленомошный сосняк				
X* (X* _{макс}), экз.	5–6 (9)	27–42 (50)	89 (150) или агрегации отсутствуют	2.2 тыс. или агрегации отсутствуют
x*/M _ф	5–6	3–6.6	2	1.3

Примечание. X^* ($X_{\text{макс}}^*$) — расчетная величина среднего числа особей в агрегации, в скобках — максимальное значение. x^* — плотность в агрегациях данного масштаба, M_{ϕ} — средняя плотность вне агрегации, x^*/M_{ϕ} — мощность агрегаций.

Рис. 2. Пример пространственного распределения “коврового” типа в разные сезоны и годы, в разных биотопах и районах: *I. minor*. На рис. 2 и 4: левый ряд — пузырьковые диаграммы (число особей соответствует площади пузырьков), центральный ряд — медиана, квартили и размах варьирования индекса Кейси для разных масштабов изучения (пунктирная линия на уровне 0.5 показывает границу между “ковровым” и “очаговым” типами распределения), правый ряд — средние арифметические индекса Кейси, $\pm$ ошибка средней для разных масштабов изучения. По оси X отложены размеры агрегаций: мл — мелкие (8 см²), ср — средние (1 дм²), кр — крупные (6 дм²) и окр — очень крупные (1 м²).

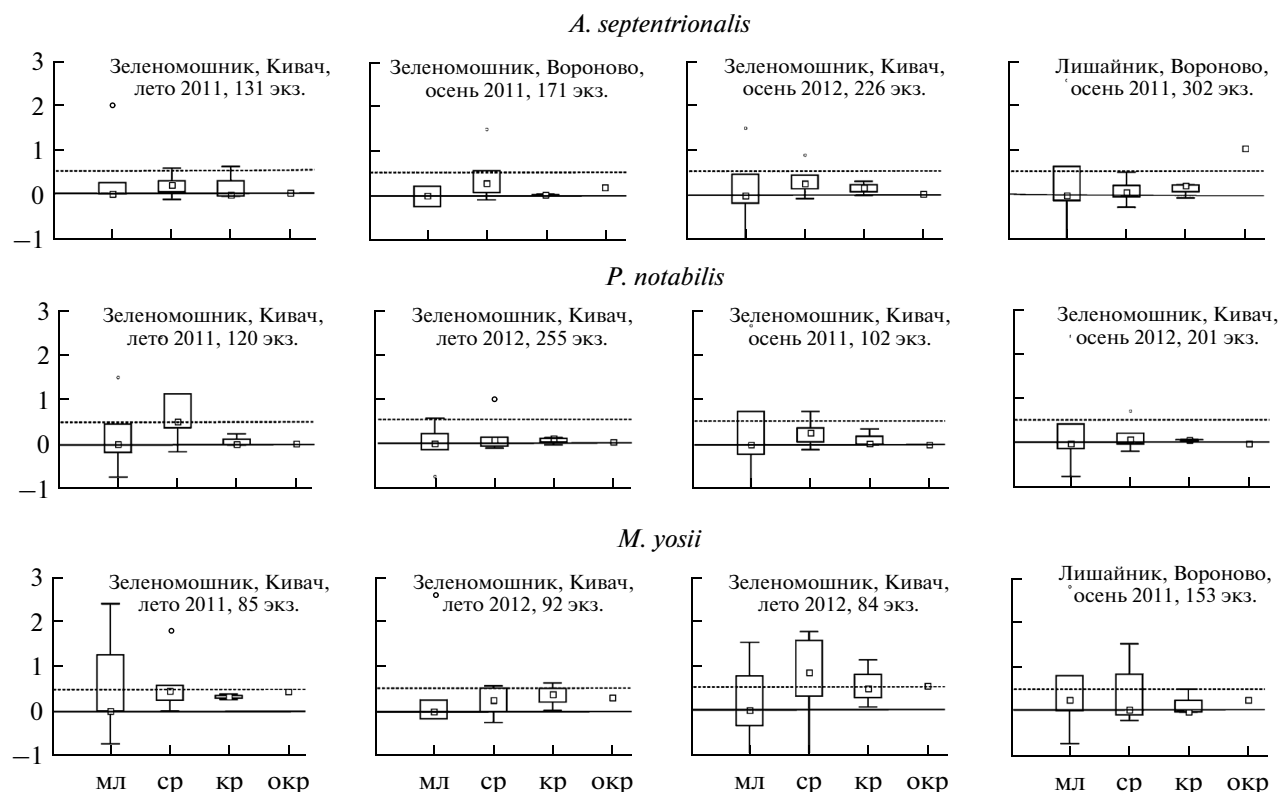


Рис. 3. Варьирование индекса Кейси в пространственном распределении *A. septentrionalis*, *P. notabilis* и *M. yosii* в разные сезоны и годы: “ковровый” тип. Диаграммы отражают медианы, квартили и размах варьирования индекса Кейси для агрегаций разного размера.

чали именно в ксерофитном сосняке, а не в мезофитном. Сходство плотности разных популяций *A. septentrionalis* (Кивач и Вороново) при одновременных учетах осенью 2011 г. отражало отсутствие крупной пространственной гетерогенности в распределении вида.

***Parisotoma notabilis*.** Плотность *P. notabilis* превышала пороговый уровень 1 экз./пробу только в зеленомошном сосняке в Киваче (табл. 3). Число особей в пробах было менее 10 экз. При двукратном увеличении численности в 2012 г., по сравнению с 2011 г., встречаемость вида возросла в 2 раза (рис. 1). Распределение *P. notabilis* на всех изученных участках тяготело к случайному: значения индекса Кейси были близки к нулю, что характерно для “коврового” типа распределения (рис. 3). Лишь в одной из серий (лето 2011) были обнаружены явно выраженные скопления среднего размера с медианой индекса Кейси = 0.5 (рис. 3). Немногие крупные и очень крупные агрегации были малозаметны, поскольку плотность особей в них менее чем в 2 раза превышала фоновую (табл. 4).

Интересно, что, несмотря на различие численности популяций в разные годы, плотность особей в мелких скоплениях оставалась одинаково невысокой — около 5–6 экз./пробу (табл. 4). Дву-

кратное увеличение численности в 2012 г., по сравнению с 2011 г., сопровождалось ростом плотности средних, крупных и очень крупных скоплений в 2 раза. Плотность разных популяций *P. notabilis* в зеленомошных сосняках заметно, почти в 3 раза, различалась, что отражает гетерогенность распределения вида в районе (табл. 3).

Mesaphorura yosii был обнаружен в обоих биотопах во все сроки учетов. Однако лишь в четырех сериях из десяти его численность достигала необходимого для анализа порога — выше 1 экз./пробу. Максимальная плотность (1.9 экз./пробу) была отмечена в ксерофитных условиях сосняка лишайникового (табл. 3). Вид встречался почти в половине проб в зеленомошном сосняке и несколько чаще — в лишайниковом. 100% встречаемости в обоих биотопах вид достигал лишь на участках площадью 6 дм² (рис. 1). Распределение *M. yosii* в биотопе слабоагрегированное или случайное. Вместе с тем в ряде случаев были отмечены довольно мощные мелкие и средние агрегации, плотность особей в которых превышала фоновую в 7 раз (табл. 5). Однако их доля обычно была невелика и не влияла в целом на случайный характер распределения. Медианы значений индекса Кейси, как правило, не превышали 0.5, что в целом соответствует описанному нами “ковро-

Таблица 5. Характеристика агрегаций *D. hiemalis*, *W. anophthalma* и *M. yosii* на разных пространственных шкалах (обозначения как в табл. 4)

Вид, показатель	Агрегации			
	мелкие	средние	крупные	очень крупные
<i>M. yosii</i> – 3 серии (1.0–1.1 экз./пробу), зеленомошный сосняк				
X^* ($X^*_{\text{макс}}$), экз.	5–8 (19)	23–49 (96)	40–192 (250)	2.4 тыс. или агрегации отсутствуют
x^*/M_{ϕ}	5.5–7	4.2–7.7	3.2–3.5	2.5–3.1
<i>M. yosii</i> – 1 серия (1.9 экз./пробу), лишайниковый сосняк				
X^* ($X^*_{\text{макс}}$), экз.	7 (14)	58 (83)		3.7 тыс.
x^*/M_{ϕ}	5.9	3.1	агрегации отсутствуют	2.2
<i>D. hiemalis</i> – высокая плотность, 1 серия (3.4 экз./пробу), зеленомошный сосняк				
X^* ($X^*_{\text{макс}}$), экз.	17 (42)	102 (183)	412 (441)	5.6 тыс.
x^*/M_{ϕ}	15	18	3.6	1.5
<i>D. hiemalis</i> – низкая плотность, 2 серии (1.7–1.8 экз./пробу), зеленомошный сосняк				
X^* ($X^*_{\text{макс}}$), экз.	10–15 (38)	79–127 (162)	354–375 (392)	агрегации отсутствуют
x^*/M_{ϕ}	9–15	6–12	8–18	
<i>D. hiemalis</i> – 1 серия (1.9 экз./пробу), лишайник				
X^* ($X^*_{\text{макс}}$), экз.	7 (11)	57 (92)	125 (142)	5.1 тыс.
x^*/M_{ϕ}	5.3	5.8	4.5	5
<i>W. anophthalma</i> – высокая плотность, 1 серия (2.9 экз./пробу), зеленомошный сосняк				
X^* ($X^*_{\text{макс}}$), экз.	12 (43)	74 (154)	320 (442)	агрегации отсутствуют
x^*/M_{ϕ}	8.3	18	3.3	
<i>W. anophthalma</i> – низкая плотность, 1 серия (1.4 экз./пробу), зеленомошный сосняк				
X^* ($X^*_{\text{макс}}$), экз.	7 (17)	72 (129)	242 (342)	2.7
x^*/M_{ϕ}	6.5	4.3	11	2.2

вому” типу. Тем не менее, в одной из четырех серий (Кивач, зеленомошник, осень 2012) рост числа средних агрегаций привел к распределению “очагового” типа (рис. 3). Таким образом, вид обнаружил неустойчивость типа распределения. Разница в плотности одновременно изучаемых популяций *M. yosii* в зеленомошниках достигала 4–5 раз. В лишайниковых сосняках эти различия были меньше (табл. 3).

Desoria hiemalis отмечали, как правило, более чем в половине проб каждой серии, где плотность превышала 1 экз./пробу. При этом в зеленомошнике *D. hiemalis* обнаруживали почти на каждом участке площадью 1 дм², в лишайниковом сосняке реже – на каждой четверти метра. Интересно,

что при сходной плотности встречаемость вида в пробах могла заметно различаться (рис. 1). Несмотря на варьирование параметров, распределение *D. hiemalis* в изученных сериях имело характерные черты “очагового” типа в виде разнообразных сочетаний мелких, средних и крупных скоплений (рис. 4). В целом, агрегации этого вида более мощные, чем у большинства других изученных видов. Плотность особей в скоплениях *D. hiemalis* обычно превышала фоновый уровень на порядок (табл. 5). Скопления площадью 1 м² в зеленомошниках отсутствовали, однако они были обнаружены в ксерофитном лишайниковом сосняке (табл. 5, рис. 4). Одновременные учеты на разных пробных площадях сосняка зеленомош-

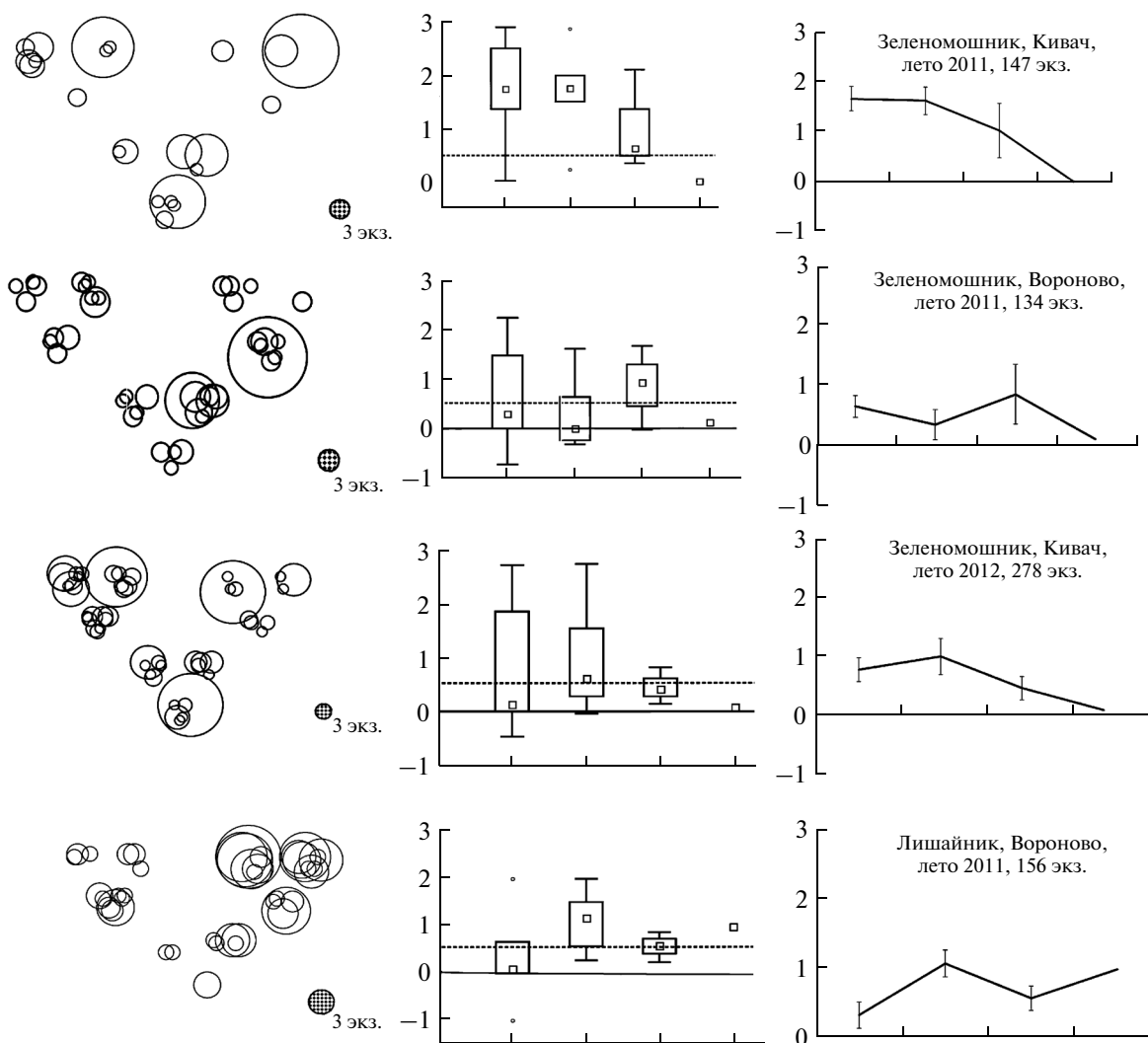
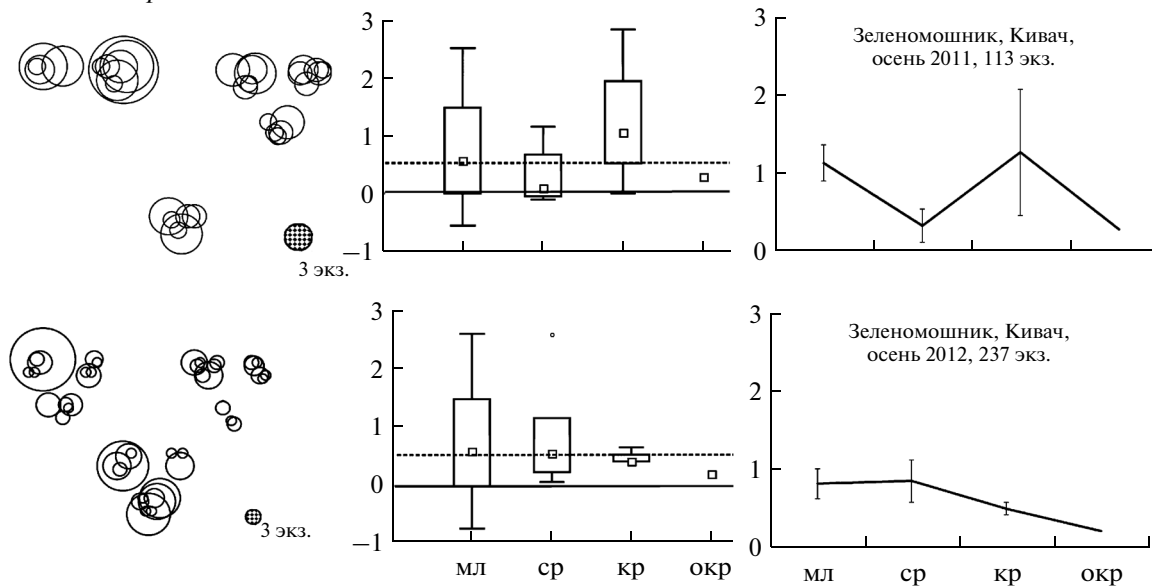
D. hiemalis*W. anophthalma*

Таблица 6. Плотности популяций массовых видов ногохвосток в сосняках зеленомошных и лишайниковых разных районов (Кивач/Вороново, 2011 г.) при одновременных учетах

Биотоп	Вид	Лето			Осень		
		плотность популяций, тыс. экз./м ²	кратность различий	степень варьирования	плотность популяций, тыс. экз./м ²	кратность различий	степень варьирования
Сосняк зеленомошный	<i>I. minor</i>	4.6/3.0	1.5	Слабая	6.0/3.4	1.8	Слабая
	<i>D. hiemalis</i>	2.3/2.1	1.1	Слабая	0.2/0	Более 2-х порядков	Очень Сильная
	<i>P. notabilis</i>	1.9/0.7	2.6	Средняя	1.6/0.6	2.8	Средняя
	<i>M. yosii</i>	1.3/0.3	4.7	Сильная	1.1/0.3	3.7	Сильная
	<i>A. septentrionalis</i>	0.5/0.5	1.1	Слабая	2.0/2.6	1.3	Слабая
	<i>W. anophthalma</i>	0.8/0.06	12.5	Сильная	1.7/0.6	2.7	Средняя
	Ногохвостки в целом	14.3/9.1	1.6	Слабая	15.0/8.1	1.8	Слабая
Сосняк лишайниковый	<i>I. minor</i>	2.8/2.2	1.3	Слабая	5.7/1.7	3.3	Средняя
	<i>D. hiemalis</i>	0.9/2.4	2.8	Средняя	0.06/0.9	1.5	Слабая
	<i>A. septentrionalis</i>	0.05/1.8	38	Сильная	0/0.3	Более 2-х порядков	Очень Сильная
	<i>M. yosii</i>	0.3/0.2	1.5	Слабая	0.8/2.4	2.8	Средняя
	Ногохвостки в целом	5.7/8.4	1.5	Слабая	9.3/10.7	1.1	Слабая

ного (Кивач и Вороново) летом 2011 г. показали практически одинаковый уровень плотности разных популяций этого вида.

Willemia anophthalma анализировали лишь в двух сериях зеленомошного сосняка (табл. 3). Максимальное число особей, отмеченное в одной пробе, достигало 43 экз. Встречаемость коллембол была выше при более высокой плотности популяции, при этом вид отмечался более чем в половине проб (рис. 1). В распределении *W. anophthalma* были обнаружены агрегации разного размера. При плотности около 1 экз./пробу особи находились в мелких и крупных скоплениях ($I_c > 0.7$). В отличие от *P. notabilis*, у *W. anophthalma* изменения численности популяции сопровождались колебаниями плотности и мощности именно мелких агрегаций (табл. 5). Очень крупные скопления не были обнаружены (рис. 4, табл. 5). В обеих сериях в распределении прослеживались два уровня агрегирования, отражающие “очаговый” тип распределения. Различия в плотности разных популяций *W. anophthalma* в сосняках зеленомошных достигали 3–10 раз (табл. 3).

Мозаика масштаба районов. Наше исследование предполагало повторные учеты по одной и той же схеме на разных пробных площадях (Кивач и Вороново) в однотипных условиях как ли-

шайниковых, так и зеленомошных сосняков. Это было необходимо для подтверждения тех или иных особенностей распределения видов. Полученные материалы позволили сравнивать характеристики разных популяций одного и того же вида, находящихся на расстоянии 10 км друг от друга, в аналогичных условиях.

Этот подход дает также возможность более точно оценить уровень плотности популяций в разных районах исследуемого региона. Обычно подобные оценки опираются на данные по отдельным пробным площадям без их повторности. Наши материалы показывают, что плотность популяций в сходных условиях может различаться в разы, а иногда — даже на порядки (табл. 6). По степени варьирования плотности разных популяций можно выделить три группы видов: слабая — плотность популяций в однотипных биотопах различается менее чем в 2 раза, средняя — плотность различается в 2–5 раз, сильная — более чем в 5–10 раз и очень сильная — на один и более порядок величин. Один и тот же вид в разные сезоны мог относиться к разным группам по степени межпопуляционного варьирования плотности. Средняя и сильная степень варьирования плотности разных популяций одного вида может рассматриваться как проявление пространственной

Рис. 4. Пример пространственного распределения “очагового” типа в разные годы, в разных биотопах и районах: *D. hiemalis* (4 верхние ряда) и *W. anophthalma* (2 нижние ряда). Обозначения — см. рис. 2.

Таблица 7. Оценка влияния влажности субстрата на численность разных видов в зеленомошных сосняках, значения коэффициента корреляции Спирмена

Вид	Кивач, 2011 г.		Вороново, 2011 г.		Кивач, 2012 г.	
	лето	осень	лето	осень	лето	осень
<i>I. minor</i>	нд	−0.29 (8 см ²)	нд	нд	нд	нд
<i>W. anophthalma</i>	—	−0.33 (8 см ²)	—	—	—	нд
<i>A. septentrionalis</i>	—	0.23 (1 дм ²)	—	нд	—	нд
<i>D. hiemalis</i>	0.24 (8 см ² , 6 дм ² , 1 м ²)	—	нд	—	нд	—
<i>P. notabilis</i>	нд	0.26 (1 дм ² , 1 м ²) 0.34 (6 дм ²)	—	—	нд	нд
<i>M. yosii</i>	−0.44 (8 см ² , 1 дм ²) −0.26 (6 дм ² , 1 м ²)	—	—	—	нд	−0.23 (1 дм ²) 0.31 (1 м ²)

Примечание. В скобках — размер участков, нд — влияние фактора не доказано, прочерк — данные не анализировали из-за низкой численности.

Таблица 8. Оценка влияния влажности на численность разных видов в лишайниковых сосняках в 2011 г., коэффициент корреляции Спирмена

Вид	Кивач		Вороново	
	лето	осень	лето	осень
<i>I. minor</i>	нд	0.34 (8 см ²)	0.29 (8 см ² , 1 дм ² , 6 дм ² , 1 м ²)	нд
<i>D. hiemalis</i>	—	—	0.29 (1 м ²); 0.26 (1 дм ²)	—
<i>A. septentrionalis</i>	—	—	нд	−0.29 (1 м ²); −0.31 (6 дм ²) −0.26 (1 дм ²)
<i>M. yosii</i>	—	—	—	нд

Примечание. Обозначения как в табл. 7.

гетерогенности в распределении этого вида в разных районах одного географического региона.

Влияние влажности субстратов на пространственную структуру популяций коллембол. Влажность субстратов заметно варьировала в пределах биотопов. В зеленомошном сосняке коэффициент вариации влажности не превышал 27%, в то время как в лишайниковом — достигал 41%. Уровень варьирования влажности внутри обоих биотопов практически не менялся по сезонам и годам (табл. 1).

Связь неоднородности распределения коллембол с этим фактором изучали по общей схеме: от 8 см² (размер одной пробы) до 1 м² (27 проб). Это позволило выяснить, в каких масштабах возможно проявление действия этого фактора среды. Оказалось, что влияние влажности, действительно, по-разному проявлялось на площадках разного размера. Например, у *W. anophthalma* связь с влажностью была отмечена только для участков размером с одну пробу — 8 см². У *M. yosii*, напротив, связь с этим фактором проявилась на площадках всех изученных размеров, по крайней ме-

ре, в одной серии. Были отмечены случаи влияния фактора только на участках площадью 1 дм² и 1 м² в одной и той же серии и т.д. (табл. 7, 8).

ОБСУЖДЕНИЕ

Типы и паттерны распределения коллембол в пределах биотопа. В зеленомошных сосняках 3 из 6 многочисленных видов обнаружили “ковровый” тип распределения (табл. 9). У *I. minor*, *A. septentrionalis* и *P. notabilis* это распределение повторялось во всех учетных сериях, т.е. было устойчивым во времени и пространстве. Постоянно “очаговый” тип распределения был отмечен у *D. hiemalis* и *W. anophthalma*. Неустойчивость распределения в зеленомошных сосняках обнаружил лишь один вид — *M. yosii* (табл. 9).

В лишайниковых сосняках “ковровому” типу соответствовали распределения *A. septentrionalis* и *M. yosii*. Закономерным выглядит то, что *I. minor* как мезофильный вид (Кузнецова, 2003) в ксерофитных условиях сосняка лишайникового иногда проявлял черты “очаговости”, а именно, наличие

Таблица 9. Итоговая характеристика пространственного распределения изученных видов

Вид	Сфагновый				Зеленомошник				Лишайниковый				Устойчи- вость ти- па в раз- ных ме- стообита- ниях
	тип рас- преде- ления	число уровней агреги- рования	крупные и/или очень крупные агрегации	устойчи- вость типа в биотопе	тип рас- преде- ления	число уровней агреги- рования	крупные и/или очень крупные агрегации	устойчи- вость типа в биотопе	тип рас- преде- ления	число уровней агреги- рования	крупные и/или очень крупные агрегации	устойчи- вость типа в биотопе	
<i>D. hiemalis</i>	O	2	+	Высокая	O	2	+-	Высокая	O	2	+	Высокая	Высокая
<i>P. notabilis</i>	K	1	+	Высокая	K	1	-	Высокая	нч	нч	нч	нч	Высокая
<i>W. anoph- thalma</i>	K	1	+-	Высокая	O	2	+-	Высокая	нч	нч	нч	нч	Низкая
<i>I. minor</i>	K	1	-	Высокая	K	1	-	Высокая	K, O	1	+-	Низкая	Высокая
<i>M. yosii</i>	нч				K, O	1	+-	Низкая	K	1	-	нд	Высокая
<i>A. septen- trionalis</i>	нч				K	1	-	Высокая	K	2	+	Высокая	Высокая

Примечание. Агрегации: + характерны, — не характерны, +- отмечены лишь в отдельные сроки и годы. нч — Численность ниже 1 экз./пробу. Тип распределения: O — очаговый, K — ± коворовый.

довольно мощных крупных агрегаций. Как и в зеленомошниках, неизменно “очаговым” оставалось распределение *D. hiemalis*.

Принадлежность кортицикольного *A. septentrionalis* к “ковровому” типу распределения в обоих местообитаниях стала неожиданностью. Оказалось, что этот вид, образующий ярко выраженные скопления в подстилке у стволов деревьев (Кузнецова, Крестьянинова, 1998), довольно однородно распределен в межкрупных пространствах.

Наличие агрегаций разного размера (или их отсутствие) определяло несколько паттернов распределения коллембол. Можно отметить, что у коллембол изученных сосняков в целом чаще встречались скопления крупного, а также очень крупного размера, но был не характерен уровень мелких агрегаций (рис. 2–4). В основе паттернов при “ковровом” типе лежат варианты случайного (например, *I. minor* и *P. notabilis* в зеленомошнике Кивач осенью 2012) либо слабоагрегированного (например, *A. septentrionalis* в сосняке лишайниковом Вороново летом 2011 и *I. minor* в зеленомошнике Кивач осенью 2011 летом 2012 и пр.) распределения.

Устойчивость типа распределения коллембол при сравнении разных биотопов. Задачей этой работы было выяснение того, насколько особенности распределения видов ногохвосток сохраняются в местообитаниях разного типа: от сухих до влажных. Сравнение паттернов распределения коллембол в рядах сосняков Карелии показало, что, по крайней мере, четыре вида из шести сохраняют свойственный им тип распределения в двух или более контрастных местообитаниях. “Ковровый” тип отмечен у *A. septentrionalis* (лишайниковый и зеленомошный сосняки), *P. notabilis* и *I. minor* (сфагновый и зеленомошный) и “очаговый” — *D. hiemalis* во всех трех биотопах (табл. 9). Видами без устойчивого типа распределения оказались *W. anophthalma* и *M. yosii*, которые обнаруживали то “ковровый”, то “очаговый” характер размещения особей в разных биотопах или даже в одном (*M. yosii*).

Гетерогенность распределения коллембол в масштабах: “биотоп” и “район”. Сравнение распределения вида на трех участках площадью 1 м² в биотопе показывает, что у одних коллембол плотность популяции на этих участках сходна, а у других — существенно различается. Наличие такой гетерогенности рассматривается как очень крупная мозаика (обозначается как “окр” на рис. 2–4), формирующая следующий уровень агрегированности популяций в масштабе биотопа. Очень крупная мозаика чаще встречается в распределении видов коллембол в ксерофитных и гигрофитных сосняках и реже — в мезофитных (рис. 2–4).

Разные популяции коллембол в однотипных биотопах соседних географических районов мо-

гут заметно, в два и более раз, отличаться по плотности. В методическом аспекте это означает, что до сих пор распространенная в почвенной зоологии практика оценки численности почвенной мезофауны какого-либо типа местообитаний на основе учетов, пусть даже очень детальных, но на одной пробной площади, может привести к большим ошибкам (в разы и даже на порядки) при экстраполяции данных на весь регион.

Связь типов распределения с эколого-морфологическими характеристиками видов. Можно предположить, что “ковровый” или “очаговый” типы распределения так или иначе связаны с разным расселительным поведением видов коллембол, в том числе, например, после вылупления из скученно отложенных яиц. Показано, что у Entomobryidae, Tomoceridae и Hypogastruridae, большинство видов которых относится к поверхностно-обитающим формам, с ростом сухости подвижность особей увеличивается (Shultz et al., 2006). Такая реакция могла бы приводить к изменению паттернов распределения видов. Для проверки этого предположения в нашем материале, однако, не было достаточно многочисленных видов из этих семейств. Другие поверхностно-обитающие коллемболы, например, изотомиды (*Desoria* spp.) показали сходный “очаговый” тип распределения в разных по влажности биотопах и в разные по влажности сезоны.

На основе морфологии коллембол предположили, что есть виды медленно и быстро расселяющиеся (Ponge et al., 2006). Экспериментальная проверка скорости заселения дефаунированной почвы показала, что возможности расселения видов далеко не всегда отражают особенности их морфологии (Auclerc et al., 2009). Некоторые виды с редуцированной прыгательной вилкой могли в течение недели появиться на новом участке (например, *Friesia truncata*, *Folsomia quadrioculata*), а мобильные (*Sphaeridia pumilis*) — лишь после месяца экспозиции. Среди протестированных видов есть отмеченные в нашем материале коллемболы с “ковровым” типом распределения в мезофитных условиях — *I. minor* и *P. notabilis*. Оказалось, что эти виды наиболее быстро осваивали свободные участки (Auclerc et al., 2009), хотя и были отнесены по своей морфологии к медленно расселяющимся (Ponge et al., 2006). Наши результаты показывают отсутствие связи между принадлежностью вида к той или иной жизненной форме и его способностью формировать агрегации. Как “ковровое”, так и “очаговое” распределение отмечено у видов разных жизненных форм (Сараева и др., 2015, данная работа).

Связь типов распределения с характеристиками среды. Причины агрегированности коллембол в сосняках лишайниковых и зеленомошных, как и в ранее изученных сфагновых сосняках, не удалось связать с варьированием фактора влажно-

Таблица 10. Изменение параметров пространственного распределения некоторых видов при росте численности популяций (рассмотрен только уровень мелких агрегаций)

Биотоп	Вид	Число агрегаций	Число особей в агрегации	Число особей на фоне	Мощность агрегаций	Тип перераспределения в пространстве*
Лишайниковый сосняк	<i>I. minor</i>	↑	≈	↑	≈	1a
	<i>A. septentrionalis</i>	↑	≈	↓	↑	1б
Сосняк зеленомошник	<i>D. hiemalis</i>	≈	↑	↑	≈	2a
	<i>P. notabilis</i>	≈	≈	↑	↓	4
	<i>W. anophthalma</i>	≈	↑	≈↓	↑	2б

Примечание. ↑ и ↓ — рост и спад показателя, соответственно, ≈ сохранение значений на прежнем уровне.

* по: Usher, 1969 с дополнениями.

сти. Это было ожидаемо в сфагновых сосняках, где колебания фактора влажности ограничивались 10%. Значимая связь коллембол с этим фактором была отмечена лишь в 14% всех случаев (с учетом масштабов) и не повторялась для одного и того же вида (Сараева и др., 2015). Однако для мезофитных (сосняки зеленомошные) и тем более ксерофитных (сосняки лишайниковые) биотопов, где варьирование влажности субстрата достигало 30–40%, можно было предположить более заметный вклад этого фактора в распределение видов.

Действительно, в этих биотопах связь численности коллембол с влажностью была выявлена уже в 23% случаев (в расчетах учитывали только те серии, в которых плотность вида превышала 1 экз./пробу). Несмотря на усиление агрегированности некоторых видов (*I. minor*, *A. septentrionalis*) в более сухих биотопах, у них в целом сохранялся “ковровый” тип распределения. Еще одно отличие мезо- и ксерофитных местообитаний от гигрофитных — немалое число случаев, когда связь распределения вида с влажностью проявлялась одновременно на участках разного размера. В сосняках сфагновых если зависимость и обнаруживали, то лишь на площадках одного какого-либо размера. Природа этого явления пока не ясна, одной из причин может быть разная чувствительность к влажности особей в агрегациях разного размера.

Таким образом, фактор влажности, играющий, как известно, большую роль в межбиотопической дифференцировке населения коллембол, оказывается мало значимым для объяснения гетерогенности распределения этих микроартропод в пределах участков однородного растительного покрова, особенно во влажных биотопах.

Распределение видов при низкой и высокой численности. Изучение популяций на одних и тех же участках в разные сезоны и годы дает возможность выяснить картину их распределения в состояниях низкой и высокой численности и свя-

зать процесс изменения численности популяций с их перераспределением в пространстве. По данным Ашера (Usher, 1969), переход от первого состояния ко второму сопровождается либо ростом числа агрегаций, но не числа особей в агрегациях (1 тип), либо уплотнением прежних агрегаций (2 тип), либо обоими процессами (3 тип).

В нашем материале есть данные по распределению пяти видов при их относительно высокой и низкой численности. Так, рост плотности *I. minor* в лишайниковом сосняке сопровождался увеличением числа мелких агрегаций (выделяемых на 1 дм²), но не числа особей в этих агрегациях (1 тип). Интересно, что в сосняках зеленомошных более многочисленная популяция *I. minor* в Киваче отличалась от менее многочисленной популяции в Вороново все тем же признаком, а именно, большим количеством мелких агрегаций. К тому же типу относится и *A. septentrionalis*. Изменения численности *D. hiemalis* и *W. anophthalma* происходили в основном за счет уплотнения агрегаций (2 тип).

Однако в нашем материале у *P. notabilis* обнаружена ситуация, когда при более высокой численности не происходило ни увеличения числа агрегаций, ни их уплотнения. Оказалось, что при этом рост плотности популяции наблюдался вне скоплений (табл. 10). Это позволило нам выделить 4-й тип в дополнение к трем, описанным Ашером. Кроме того, новый признак (изменение численности особей вне агрегаций) выявляет еще и 5-й тип, при котором число особей растет и в агрегациях, и вне их, но число агрегаций при этом падает.

Учет еще одного признака (изменение численности особей вне скоплений) позволяет различать две разные ситуации в пределах типов, выделенных Ашером. Для 1 типа это рост числа агрегаций, который сопровождается ростом числа особей вне скоплений (1a), например *I. minor* в лишайниковом сосняке, или, наоборот, снижением плотности вне агрегаций (1б), как у *A. sep-*

tentrionalis в том же биотопе. Для 2 типа это уплотнение агрегаций наряду с ростом числа особей вне скоплений (2а), например, *D. hiemalis* в зеленомошном сосняке и сохранением, либо падением числа особей вне агрегаций (2б), например, *A. septentrionalis* в лишайниковом и *W. anophthalma* в зеленомошном сосняке (табл. 10).

Все перечисленные процессы были рассмотрены для уровня исходных проб и, соответственно, касались только мелких агрегаций. Аналогичный анализ применительно к агрегациям следующих уровней (от средних до очень крупных) показывает, что перераспределение особей может идти и по другому типу, чем это показано для уровня дециметровых площадок. Так, у *P. notabilis* в пределах 1 дм² рост численности происходил в основном вне агрегаций (4 тип), а на площадках 6 дм² число особей растет и в агрегациях, и вне их, но число агрегаций падает (5 тип). Ситуация, отсутствующая в классификации Ашера (уменьшение числа скоплений с ростом плотности популяций), на участках среднего размера обусловлена “растворением” части агрегаций в результате роста числа особей на фоне. Следовательно, единый процесс изменения пространственной структуры популяции может выглядеть по-разному в зависимости от масштаба рассмотрения. Хотя при колебаниях численности происходит перераспределение особей, в результате чего изменяются число и расположение скоплений разного размера, этот процесс обычно не приводит к изменению типа распределения коллембол (“коврового” или “очагового”).

ВЫВОДЫ

1. Большинство многочисленных видов коллембол зеленомошных сосняков обнаружили устойчивый во времени и/или пространстве тип распределения в пределах метровых участков межкрупного напочвенного покрова: “ковровый” у *P. notabilis*, *I. minor* и *A. septentrionalis* и “очаговый” — у *D. hiemalis* и *W. anophthalma*.

2. В сосняках лишайниковых “ковровому” типу соответствовали распределения *M. yosii* и *A. septentrionalis*. Как и в зеленомошнике, неизменно “очаговым” оставалось распределение *D. hiemalis*. Неустойчивость типа распределения в сухих условиях обнаружил мезофильный вид *I. minor*.

3. Устойчивость типа распределения в двух или более различающихся по влажности местообитаниях обнаружили *D. hiemalis*, *P. notabilis*, *A. septentrionalis*, а также *I. minor* (за исключением наиболее сухих биотопов).

4. Популяции коллембол в однотипных биотопах соседних географических районов могут многократно различаться по плотности, что необхо-

димо учитывать при оценках численности почвенной мезофауны на региональном уровне.

5. Усиление варьирования фактора влажности в мезо- и ксерофитных сосняках, по сравнению с гигрофитными, сопровождается увеличением гетерогенности распределения коллембол.

6. Связь между фактором влажности и численностью коллембол зависела от размера анализируемых площадок.

7. Рост плотности популяций сопровождался как увеличением числа особей в агрегациях и/или на фоне, так и изменением числа агрегаций. Показано существование пяти типов этих процессов, проявляющихся на участках разного размера в биотопе. Тем не менее, колебания численности популяций коллембол обычно не приводили к изменению свойственных видам типов распределения (“коврового” или “очагового”).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны А.И. Азовскому, А.Б. Бабенко и К.В. Макарову, которые оказали большую помощь на разных этапах исследования.

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. МГУ. 491 с.
- Кузнецова Н.А., 2003. Влажность и распределение коллембол // Зоологический журнал. Т. 82. № 2. С. 239–247.
- Кузнецова Н.А., Крестьянинова А.И., 1998. Динамика сообществ ногохвосток (Collembola) в гидрологическом ряду южно-таежных сосняков // Зоологический журнал. Т. 77. № 9. С. 1009–1020.
- Разнообразие почв и биоразнообразие в лесных экосистемах средней тайги, 2006 / Отв. ред. Н.Г. Федоренко. М.: Наука. 287 с.
- Сараева А.К., Потапов М.Б., Кузнецова Н.А., 2015. Разномасштабное распределение коллембол (Collembola) в однородном напочвенном покрове: сфагновый мох // Зоологический журнал. Т. 94. № 5. С. 517–537.
- Таранец И.П., Смуров А.В., Кузнецова Н.А., 2011. Оценка горизонтального распределения почвенных коллембол методом “разноразмерных треугольников” // Известия Пензенского гос. пед. ун-та им. В.Г. Белинского. Естественные науки. № 25. С. 22–28.
- Auclerc A., Ponge J.F., Barot S., Dubs F., 2009. Experimental assessment of habitat preference and dispersal ability of soil springtails // Soil Biology and Biochemistry. V. 41. № 8. P. 1596–1604.

- Azovsky A.I., Chertoproud 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. № 4. P. 663–671.
- Berner D., Marhan S., Keil D., Schützenmeister A., Piepho H.P. et al., 2011. Land-use intensity modifies spatial distribution and function of soil microorganisms in grasslands // *Pedobiologia*. V. 54. № 5. P. 341–351.
- Ettema C.H., Wardle D.A., 2002. Spatial soil ecology // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 17. № 4. P. 177–183.
- Fiera C., Ulrich W., 2012. Spatial distribution patterns of European springtails (Hexapoda: Collembola) // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 105. № 3. P. 498–506.
- 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. № 4. P. 960–971.
- Hopkin S., 1997. Biology of the Springtails (Insecta: Collembola). Oxford, N.Y., Tokio: Oxford University Press. 330 p.
- Kuznetsova N.A., 2002. Classification of collembolan communities in the east-european taiga // *Pedobiologia*. V. 46. № 3–4. P. 373–384.
- Nielsen U., Osler G., Campbell C., Burslem D., Wal R., 2012. Predictors of fine-scale spatial variation in soil mite and microbe community composition differ between biotic groups and habitats // *Pedobiologia*. V. 55. № 2. P. 83–91.
- Pauli N., Oberthür T., Barrios E., Conacher A.J., 2010. Fine-scale spatial and temporal variation in earthworm surface casting activity in agroforestry fields, western Honduras // *Pedobiologia*. V. 53. № 2. P. 127–139.
- Ponge J.F., 1993. Biocenoses of Collembola in atlantic temperate grass-woodland ecosystems // *Pedobiologia*. Bd. 37. S. 223–244.
- Ponge J.F., Dubs F., Gillet S., Sousa J.P., Lavelle P., 2006. Decreased biodiversity in soil springtail communities: the importance of dispersal and landuse history in heterogeneous landscapes // *Soil Biology and Biochemistry*. V. 38. P. 1158–1161.
- Shultz B.J., Lensing J.R., Wise D.H., 2006. Effects of altered precipitation and wolf spiders on the density and activity of forest-floor Collembola // *Pedobiologia*. V. 50. № 1. P. 43–50.
- Takeda H., 1979. Ecological studies of collembolan populations in a pine forest soil IV. Comparison of distribution patterns // *Research on Population Ecology*. V. 21. № 1. 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.
- Vanbergen A.J., Wat A.D., Mitchel R., Truscott A.-M., Palmer S.C.F. et al., 2007. Scale-specific correlations between habitat heterogeneity and soil fauna diversity along a landscape structure gradient // *Oecologia*. V. 153. № 3. P. 713–725.
- 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.

THE DIFFERENT-SCALE DISTRIBUTION OF COLLEMBOLA IN UNIFORM GROUND COVER: STABILITY OF PARAMETERS IN SPACE AND TIME

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

¹Forest Research Institute, Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk 185910, Russia

e-mail: saraeva68@inbox.ru

²Moscow Pedagogical State University, Moscow 129164, Russia

e-mail: mpnk@yandex.ru

A hypothesis about species-specific spatial patterns of local distribution of Collembola was tested. The aim of the work was to find out whether these patterns are preserved under the high variation of humidity in mesic green moss and dry lichen pine forests. A resistance pattern of distribution was previously shown for Collembola in sphagnum pine forests of Karelia. A fractal design was applied as an algorithm – groups of cores were sampled at a distance of 5 to 10 m. The design confirmed the hypothesis of the constant distribution of the most abundant Collembola species. The species have aggregations of individuals whose size varies from a few square centimeters to one square meter; they characterize a unique pattern, which is rather unchangeable in different habitats and in different seasons and years. The paper describes some characteristics (size, density, intensity of expression) of the aggregations. The dependence of the frequency of particular species occurrence on the size of the sampling area is estimated. In a series of the pine forests, from sphagnum to lichen ones, the level of aggregation of some collembolan species increases. The types of spatial redistribution of springtails related to the density of their populations are discussed.

Keywords: springtails, space distribution, fractal design of sampling, aggregations, mosaic structure, pattern of distribution, lichen forests, green moss forests, sphagnum pine forests