

Локальные фауны ногохвосток (Hexapoda: Collembola) экосистем лесотундры европейского Севера России на примере бассейнов рек Сула и Большая Роговая

Local fauna of springtails (Hexapoda: Collembola) of forest-tundra ecosystems of the European North of Russia on example of the basins of the Sula and Bolshaya Rogovaya rivers

А.А. Таскаева, Н.И. Филиппов, А.А. Дитц
А.А. Taskaeva, N.I. Filippov, A.A. Ditts

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая 28, Сыктывкар 167982 Россия. E-mail: taskaeva@ib.komisc.ru.
Institute of biology Komi Science Center, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Kommunisticheskaya Str. 28, Syktyvkar 167982 Russia.

Ключевые слова: коллемболы, разнообразие, лесные и тундровые экосистемы, европейский северо-восток России.

Key words: Collembola, diversity, forest and tundra ecosystems, European North-East of Russia.

Резюме. В статье представлены результаты исследований структуры локальных фаун ногохвосток экосистем лесотундры. Всего с учётом данных литературы для биоклиматической зоны между тундрой и лесом европейского Севера России зарегистрировано 94 вида коллембол. Анализ фауны показал, что локальные фауны ногохвосток бассейна р. Большая Роговая (Большеземельская тундра) и верховьев р. Сула (Малоземельская тундра) существенно ближе к тундровым экосистемам Ненецкого автономного округа, нежели к лесным фитоценозам Архангельской области и Республики Коми. Отмечено преобладание бореальных форм, арктический комплекс выражен слабо и представлен девятью видами. Для населения ногохвосток основных растительных ассоциаций характерно отсутствие специфических видов и доминирование немногих политопных массовых видов, населяющих широкий спектр разнообразных сообществ.

Abstracts. The article presents the results of studies of the structure of local springtail faunas in forest-tundra ecosystems. In total, taking into account the literature data for the bioclimatic zone between the tundra and the forest of the European North of Russia, 94 species of springtails were registered. An analysis of the fauna showed that the local fauna of springtails in the basin of the rivers Bolshaya Rogovaya (Bolshezemelskaya tundra) and Sula (Malozemelskaya tundra) is much closer to the tundra ecosystems of the Nenets Autonomous Okrug than to the forest phytocenoses of the Arkhangelsk region and the Komi Republic. The predominance of boreal forms is noted, the Arctic complex is weakly expressed and is represented by nine species. The springtail population of the main plant associations is characterized by the absence of specific species and the dominance of a few polytopic mass species inhabiting a wide range of diverse communities.

Введение

Коллемболы, или ногохвостки, являясь одной из самых многочисленных групп почвенных беспозвоночных от экватора до полярных пустынь, достаточ-

но хорошо изучены на европейском Севере России [Babenko, 2012; Babenko et al., 2017; Taskaeva et al., 2020]. Ранее считалось, что они особенно многочисленны и разнообразны в хвойных лесах умеренного пояса и тундре, но менее разнообразны в полярных пустынях [Fierer et al., 2009]. Однако последние данные свидетельствуют о том, что именно арктические экосистемы характеризуются очень высокой плотностью и видовым богатством от среднего до высокого, а регионы с умеренным климатом, такие как горные и лесные экосистемы Европы, Азии и Северной Америки — средней плотностью и высоким видовым богатством [Potarov et al., 2023]. Следует отметить, что сообщества ногохвосток лесотундры, как крупнейшего в мире экотона [Ranson et al., 2004], чувствительного к изменениям климата и деятельности человека [Callaghan et al., 2002], в данной работе практически не затронуты. Хотя хорошо известно, что экотоны любого пространственного масштаба всегда являются центрами биоразнообразия, поскольку в них сочетаются организмы, свойственные различным сообществам [Callaghan et al., 2002].

На европейском Севере России основная полоса между лесной растительностью и тундрой проходит вблизи административных границ Республики Коми и Ненецкого автономного округа. Лесотундра является не просто переходной полосой, отделяющей обширные открытые пространства от территорий, покрытых лесной растительностью, а фактически представляет собой участки с разной степенью разреженности древесного яруса и северные пределы таёжной зоны, сочетающиеся с обширными пространствами открытых тундр и протяжённых торфяных болот. Поэтому нередко её подразделяют на южную тундру, лесотундру и северную границу тайги и объединяют в один гипоарктический кластер [Gorodkov, 1935; Chernov, 2008].

Информации о локальных фаунах коллембол тундровых районов европейского Севера России вполне достаточно [Babenko, 2012; Taskaeva et al., 2015, 2020; Taskaeva, Nakul, 2016, 2017; Babenko et al., 2017; Konakova et al., 2017]. Однако данных по фауне ногохвосток лесотундровых экосистем практически нет. Имеются единичные результаты, полученные в ходе комплексных зоологических исследований в период 1978–1985 гг. в районе ст. Сивая Маска Республики Коми [Bombusova, Kuznetsova, 1981; Kuznetsova, 2005, 2019a]. В этой связи изучение локальных фаун коллембол переходной зоны между лесами и тундрами не теряет своей актуальности.

Материалы и методы

Исследования сообществ почвообитающих коллембол были проведены в двух географических пунктах европейского Северо-Востока России, расположенных на стыке биоклиматических зон тундры и леса.

Верхнее течение р. Сула (66°41' с.ш., 48°57' в.д.), Малоземельская тундра (сборы Н.И. Филиппова в третьей декаде июля 2016 г. при необычайно жаркой погоде). Температура воздуха в период отбора образцов составила 24–30 °С. Река Сула является одним из тиманских притоков нижнего течения р. Печора. Сам Тиманский кряж тянется от Чешской губы Ледовитого океана до истоков р. Вычегды в предгорьях Урала и представляет собой сглаженный хребет длиной 950 км с отдельными невысокими грядами, расположенный на северо-востоке Восточно-Европейской равнины. Здесь было изучено шесть участков (SU): **SU1** — пойменный разнотравный луг, **SU2** — заболоченный разнотравный луг, **SU3** — берёзово-еловый лес, **SU4** — лишайниково-кустарничковая тундра, **SU5** — кустарничково-злаковая тундра, **SU6** — ерниковая тундра. На каждом участке было отобрано по 10 проб размером 100 см² на глубину органического горизонта 4–10 см. Извлечено и идентифицировано 2674 экземпляров ногохвосток.

Среднее течение р. Большая Роговая (67°01' с.ш., 61°38' в.д), Большеземельская тундра (сборы А.А. Колесниковой в первой декаде августа 2010 г.). Река Большая Роговая берёт начало в северо-восточной оконечности гряды Чернышёва. Её долина представляет собой плоскую заболоченную равнину с большим количеством озёр и абсолютными отметками 80–100 м н.у.м. Основная площадь междуречных пространств занята ерниковыми тундрами; понижения и ложбины стока часто покрыты зарослями древовидной ивы и можжевельника. На дренированных массивах развиваются кустарничково-мохово-лишайниковые тундры. Отдельные массивы елово-берёзовых редколесий приурочены в основном к речным долинам. В 2019 г. здесь был создан комплексный заказник «Большая Роговая», выполняющий функции сохранения пойменных почв [Lapteva et al., 2020]. В данном районе были изучены следующие растительные сообщества (BR),

располагающиеся в пойме реки: **BR1** — хвощовые ассоциации, **BR2** — разнотравные луга, **BR3** — можжевельничек, **BR4** — ивняки, **BR5** — березняки разнотравные, **BR6** — ельники разнотравные, а также на плакоре: **BR7** — осоковые ассоциации вдоль берега озера, **BR8** — торфяные бугры, **BR9** — кустарничково-лишайниковые тундры, **BR10** — кустарничково-мохово-лишайниковые тундры, **BR11** — берёзовые редколесья. На каждом участке было отобрано от 3 до 15 проб размером 25 см². Всего было изучено 70 проб, извлечено и определено 4797 экземпляров коллембол.

Территория исследований относится к субарктическому климатическому поясу, характеризующемуся продолжительной холодной зимой и коротким прохладным летом. Среднегодовая температура около –3 °С [Dedov, 2006]. Для почвенного покрова характерно развитие тундровых и глееподзолистых почв [Soil atlas..., 2010].

Более подробная информация о населении ногохвосток наземных экосистем рек Сула и Большая Роговая дана в Глобальной информационной системе GBIF [Taskaeva, 2022]. Для фаунистических сравнений использованы данные по локальным фаунам ногохвосток тундровых и лесотундровых экосистем европейского Севера России [Bombusova, Kuznetsova, 1981; Taskaeva et al., 2015; Taskaeva, Nakul, 2016; Konakova et al., 2017; Kuznetsova, 2019a], а также собственные неопубликованные материалы по северотаёжным лесам Республики Коми и данные по хвойным лесам Архангельской области [Kuznetsova, 2019b, c].

Камеральная обработка материала включала таксономическую идентификацию коллембол, оценку инвентаризационного и дифференцирующего разнообразия. Инвентаризационное, или α -разнообразие видов оценивали путём расчёта показателей видового богатства (S), индекса Шеннона (H), индекса выравненности Пиелу (E). Дифференцирующее или β -разнообразие характеризовали путём попарного сравнения состава видов почвенных беспозвоночных в природных сообществах и графического представления полученных результатов в виде дендрограммы. В качестве показателя соответствия использовали индекс Чекановского-Сёренсена для качественных данных. Ординация сообществ коллембол лесных, луговых и тундровых биотопов обследованных локалитетов была получена методом неметрического многомерного шкалирования (NMDS) с использованием индекса *Rho*, на основе относительного обилия их отдельных таксонов. За основу выделения классов доминирования принята шкала Энгельмана [Engelmann, 1978]. Статистическая обработка материалов проведена с помощью программы PAST [Hammer et al., 2001].

Результаты

Фауна. В наземных экосистемах верхнего течения р. Сула зарегистрировано 46 видов коллембол,

Таблица 1. Число видов наиболее богатых семейств и родов коллембол и их соотношение (%) в локальных фаунах экосистем лесотундры
 Table 1. The number of species of the richest families and genera of springtails and their ratio (%) in local faunas of forest-tundra ecosystems

Семейство, род	река Сула (n = 60)	река Большая Роговая (n = 70)	Станция Сивая Маска [Kuznetsova, 2019]
Isotomidae	12 (26,1)	21 (35,6)	19 (39,6)
<i>Desoria</i> Nicolet, 1841	1 (2,2)	5 (8,5)	3 (6,3)
<i>Folsomia</i> Willem, 1902	4 (8,7)	9 (15,3)	6 (12,5)
Onychiuridae	6 (13,0)	13 (22,0)	6 (12,5)
<i>Protaphorura</i> Absolon, 1901	4 (8,7)	10 (16,9)	3 (6,3)
Neanuridae	5 (10,9)	8 (13,6)	5 (10,4)
<i>Anurida</i> Laboulbène, 1865	–	4 (6,8)	–
Hypogastruridae	3 (6,5)	5 (8,5)	4 (8,3)
Entomobryidae	6 (13,0)	2 (3,4)	4 (8,3)
Katiannidae	4 (8,7)	1 (1,7)	1 (2,1)
Остальные	10 (21,8)	9 (15,2)	11 (18,8)

Примечание: n означает количество проб. Цифрами показано количество видов и их относительное богатство (в % в скобках). Прочерк означает, что род отсутствует.

Notes: n means the number of samples. Numbers show the number of species and their relative abundance (in % in brackets). A dash means that the genus is absent.

относящихся к 32 родам и 14 семействам, в районе р. Большая Роговая — 59 видов из 31 рода и 13 семейств (табл. 4). Впервые для восточно-европейских тундр отмечены виды *Mesaphorura pongei* Rusek, 1982, *Protaphorura tschernovi* (Martynova, 1976) и *Sminthurides penicillifer* (Schäffer, 1896). Наиболее богаты видами традиционно четыре семейства: Isotomidae, Onychiuridae, Neanuridae и Hypogastruridae. Набор родов, представленных наибольшим числом видов, также типичен для Субарктики: *Folsomia* Willem, *Desoria* Nicolet, *Protaphorura* Absolon, *Anurida* Laboulbène (табл. 1). Исключение составляет род *Sminthurinus* Börner, чья разнообразие в районе р. Сула включает четыре вида. К структурным особенностям также можно отнести низкое видовое богатство родов *Hypogastrura* Bourlet и *Ceratophysella* Börner (по 1–2 вида в локальной фауне), что малообъяснимо, учитывая относительное их богатство в восточно-европейских тундрах [Babenko et al., 2017].

В широтно-зональном плане фауна обследованных районов является сугубо бореальной. Так, в окрестностях бассейна р. Сула на долю данной группы приходится 54 % всего населения ногохвосток. Отмечен лишь один гемиарктический вид *Protaphorura borealis* (Martynova, 1973). Схожая картина наблюдается и в районе ст. Сивая Маска, где бореальные виды составляют 48 % и только один вид *Folsomia taimyrica* Martynova, 1973 можно отнести к арктическому. В окрестностях р. Большая Роговая отмечено уже два арктических и шесть гемиарктических видов. Так, в прибрежных осоково-моховых ассоциациях и на торфяном бугре единично встречается *Ceratophysella longispina* (Tullberg, 1876), а в пойменном комплексе — *Anurida palustris* Babenko, 1997, *Protaphorura subarctica* (Martynova, 1976), *P. borealis* (Martynova, 1973), *P. taimyrica* (Martynova, 1976), *P. tundricola* (Martynova, 1976) и *F. taimyrica* Martynova, 1973 ещё один вид *Desoria atkasukiensis*

(Fjellberg, 1978) обнаружен только на торфяных буграх. Все остальные виды, зарегистрированные в экосистемах лесотундры, являются типичными бореальными или полизональными формами, обычными для лесного пояса Европы. Тем не менее, локальные фауны ногохвосток бассейна р. Большая Роговая и верховьев р. Сула существенно ближе к тундровым экосистемам Ненецкого автономного округа, нежели к бореальным фаунам Архангельской области и Республики Коми (рис. 1). Отдельный кластер на уровне 80 % образуют группировки ногохвосток экосистем Малоземельской тундры, отличающихся по набору фоновых видов.

Население. Группировки коллембол верхнего течения р. Сула включают 16–25 видов. Плотности населения очень низкие и варьируют от 3910 до 7020 экз./м² (табл. 2). Судя по значениям индексов Шеннона и Пиелоу (табл. 2) самый высокий уровень инвентаризационного разнообразия ногохвосток характерен для тундровых биотопов. Исследование дифференцирующего разнообразия выявило вполне предсказуемую картину соотношения группировок коллембол по уровню сходства. На уровне 50 % обособились группировки ногохвосток, населяющих почвы луговых и лесных местообитаний в долине р. Сула и зональных тундровых экосистем (рис. 2). Набор доминантов в обследованных группировках ногохвосток довольно широк. Почти повсеместно преобладает широко распространённый вид *Isotomiella minor* (Schäffer, 1896) за исключением пойменного разнотравного луга, где уровня эудоминирования достигает *Parisotoma notabilis* (Schäffer, 1896). В кустарничково-лишайниковой тундре таким эудоминантом является *Tetracanthella wahlgreni* Axelson, 1907. Высоким относительным обилием в ряде биотопов обладают также *Folsomia quadrioculata* (Tullberg, 1871), *Desoria hiemalis* (Schött, 1893), *Lepidocyrtus lignorum* (Fabricius, 1793). Ещё пять

видов, *Ceratophysella denticulata* (Bagnall, 1941), *Friesea truncata* Cassagnau, 1958, *Isotoma viridis* Bourlet, 1839, *Protaphorura bicampata* (Gisin, 1956), *Sphaeridia pumilis* (Krausbauer, 1898), доминируют в какой-либо одной группировке (табл. 2).

Оценивая состав и структуру комплексов ногохвосток среднего течения р. Большая Роговая, можно констатировать её высокое разнообразие по сравнению с таковой р. Сула. Так, группировки коллембол пойменного комплекса включают 5–34 вида, а лесотундрового — 10–18 видов. Плотность населения ко-

леблется от 2,7 до 66,4 тыс. экз./м², что обусловлено различными условиями биотопов. Значения индекса Шеннона и Пиелю свидетельствуют о низком уровне инвентаризационного разнообразия, выравниваемости видов по обилию практически во всех растительных ассоциациях, за исключением ельников (табл. 3). О низком сходстве комплексов ногохвосток, населяющих почвы пойменных и непосредственно тундровых местообитаний, свидетельствуют результаты кластерного анализа (рис. 3). Наиболее изолированное положение занимают группировки коллембол хвощовых и осоковых ассоциаций, расположенных в пойме и на плакоре, характеризующиеся низким разнообразием (5 и 10 видов соответственно). Полизональный вид *F. quadrioculata* (Tullberg, 1871) является эудоминантом практически на всех обследованных участках пойменного комплекса и лишь в некоторых из них, *I. minor* (Schäffer, 1896), *F. taimyrica* Martynova, 1973 и *P. subarctica* (Martynova, 1976), достигают высокого уровня обилия. Состав эудоминантов лесотундрового комплекса существенно шире и, кроме вида *F. quadrioculata* (Tullberg, 1871), включает *T. wahglreni* Axelson, 1907, *Willemia anophthalma* Börner, 1901, *Anurophorua laricis* Nicolet, 1842 (табл. 3).

Анализ, проведённый на основе многомерного шкалирования, показал своеобразие населения коллембол обследованных локалитетов (рис. 4), что обусловлено разным составом основных доминантов. Тем не менее, общий облик группировок ногохвосток лесотундры вполне сравним. В целом такие локальные отличия, с одной стороны, обусловлены соотношением численности массовых видов, а с другой, присутствием / отсутствием конкретных видов.

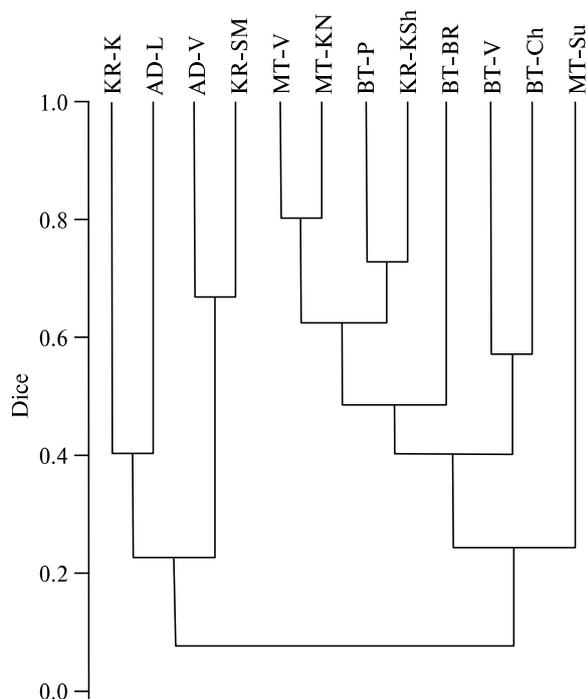


Рис.1. Уровень сходства локальных фаун коллембол лесотундры в сравнении с таковыми тундровых и лесных экосистем. Кластерный анализ методом среднего присоединения (paired group) на основе качественного индекса Чекановского-Серенсена (Dice's index в программе PAST). Обозначения: AD — Архангельская область; V — северная тайга, окр. пос. Вожгора [Kuznetsova, 2019b], L — северная тайга, окр. г. Архангельска [Kuznetsova, 2019c]; KR — Республика Коми; SM — ст. Сивая Маска [Kuznetsova, 2019a], KSh — северная тайга, окр. д. Кедровый Шор, K — северная тайга, окр. д. Концебор; MT — Малоземельская тундра; Su — верхнее течение р. Сула, V — окр. р. Вельт [Taskaeva, Nakul, 2016], KN — Колоколовский Нос [Taskaeva, Nakul, 2016]; BT — Большеземельская тундра; BR — среднее течение р. Большая Роговая, V — окр. г. Воркута, P — окр. Падимейских озёр [Taskaeva et al., 2015], Ch — окр. р. Чёрной [Konakova et al., 2017].

Fig.1. The level of similarity of springtail local faunas of forest-tundra in comparison with those of tundra and forest ecosystems. Cluster analysis was performed by the mean joining method (paired group) based on qualitative Czekanowski-Sørensen index (Dice's index in PAST software). Designations: AD — Arkhangelskaya Oblast; V — northern taiga, settlement Vozhgora [Kuznetsova, 2019b], L — northern taiga, near Arkhangelsk city [Kuznetsova, 2019c]; KR — Komi Republic; SM — settlement Sivaya Maska [Kuznetsova, 2019a], KSh — northern taiga, village Kedrovyy Shor, K — northern taiga, village Konetsbor (unpublished data); MT — Malozemelskaya tundra; Su — upper reaches of the river Sula (our data), V — river Velt [Taskaeva, Nakul, 2016], KN — Kolokolkovskiy Nose [Taskaeva, Nakul, 2016]; BT — Bolshezemelskaya tundra; BR — middle reaches of the river Bolshaya Rogovaya (our data), V — near Vorkuta city, P — Lakes of the Padimey [Taskaeva et al., 2015], Ch — river Chernaya [Konakova et al., 2017].

Обсуждение

Общее число видов коллембол изученных фаун вполне сравнимо с богатством локальных фаун восточно-европейских тундр. Так, исследования, проведённые на участках верховьев р. Сула Малоземельской тундры, выявили 46 видов. Для сравнения в тундрах окрестностей р. Вельт и Колоколовской губы обнаружено 40 и 25 видов соответственно, в районе Печорской губы — 15–39, Коровинской губы — 26–54, на полуострове Канин — 57 [Taskaeva, Nakul, 2016; Babenko et al., 2017; Taskaeva et al., 2020]. Известные локальные фауны Большеземельской тундры существенно богаче: 96 видов выявлено в ходе многолетних исследований в Болванской губе, 88 видов — в Паханченской губе, 69 — в Хайпудырской губе, 66 — на Югорском п-ве [Babenko et al., 2017; Konakova et al., 2017; Taskaeva et al., 2020]. Однако, это — фауны территорий, заведомо отличающихся разнообразными ландшафтами, включающие прибрежные экосистемы. В то же время для материковой части востока Большеземельской тундры в окрестностях Падимейских озёр, Воркутинского района и термального урочища Пымвашор отмечено 45, 60 и 73 вида коллембол соответственно [Taskaeva

Таблица 2. Относительное обилие (%) массовых видов ногохвосток и показатели разнообразия структуры их группировок верхнего течения р. Сула
Table 2. Relative abundance (%) of mass species of springtails and diversity indices of their groups structure in the upper reaches of the river Sula

Виды	SU1	SU2	SU3	SU4	SU5	SU6
<i>Ceratophysella denticulata</i> (Bagnall, 1941)	24,1	–	–	–	–	–
<i>Desoria hiemalis</i> (Schött, 1893)	0,4	19,9	1,8	–	14,6	–
<i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg, 1871)	2,0	8,7	47,0	5,1	29,4	18,5
<i>Friesea truncata</i> Cassagnau, 1958	–	–	–	10,2	4,3	22,5
<i>Isotoma viridis</i> Bourlet, 1839	3,3	8,7	1,8	10,0	16,1	5,5
<i>Isotomiella minor</i> (Schäffer, 1896)	1,4	23,1	13,9	27,5	10,5	14,3
<i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius, 1793)	2,1	1,1	12,7	1,2	6,1	16,8
<i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer, 1896)	45,3	12,8	0,9	0,5	4,1	4,0
<i>Protaphorura bicampata</i> (Gisin, 1956)	13,0	3,7	2,7	–	–	–
<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer, 1898)	1,6	13,2	–	–	5,9	–
<i>Tetracanthella wahlgreni</i> Axelson, 1907	–	–	–	39,0	2,2	2,2
Средняя численность, тыс. экз./м ²	7,0±1,3	5,5±1,2	4,7±1,8	5,1±0,9	3,9±1,0	4,0±0,6
Видовое богатство, S	18	21	25	16	16	20
Видовая насыщенность	8,3±0,6	9,6±1,1	7,3±2,1	6,7±0,6	8,2±0,6	9,0±0,8
Индекс Шеннона, H	1,68	2,19	1,98	1,69	2,16	2,24
Индекс Пиелоу, E	0,29	0,43	0,29	0,34	0,54	0,47

Примечание: прочерк означает, что вид отсутствует, жирным шрифтом выделены виды, достигающие эудоминирования по шкале Энгельмана. Обозначение участков дано в Материалах и методах.

Notes: a dash means that the species is absent, the species that reach eudominance according to the Engelman scale are in bold. Designation of plots as given under Material and methods.

Таблица 3. Относительное обилие (%) массовых видов ногохвосток и показатели разнообразия структуры их группировок среднего течения р. Большая Роговая
Table 3. Relative abundance (%) of mass species of springtails and diversity indices of their group structure in the middle reaches of the river Bolshaya Rogovaya

Виды	«Пойменный комплекс»						«Лесотундровый комплекс»				
	BR1	BR2	BR3	BR4	BR5	BR6	BR7	BR8	BR9	BR10	BR11
<i>Anurophorus laricis</i> Nicolet, 1842	–	–	–	–	–	1,7	–	–	–	59,1	–
<i>Ceratophysella longispina</i> (Tullberg, 1876)	–	–	–	–	–	–	23,5	1,8	–	–	–
<i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg, 1871)	72,3	56,8	42,8	75,6	57,6	35,6	11,8	4,4	15,9	11,9	64,9
<i>Folsomia taimyrica</i> Martynova, 1973	–	11,2	15,5	1,1	3,8	–	–	–	–	–	–
<i>Isotomiella minor</i> (Schäffer, 1896)	–	13,6	23,4	1,1	12,5	13,6	–	0,9	4,5	2,1	15,1
<i>Pachytoma miserabilis</i> Potapov, 2017	–	–	–	–	–	–	26,5	–	2,5	0,9	–
<i>Protaphorura jacutica</i> (Martynova, 1976)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	14,5	–
<i>Protaphorura subarctica</i> (Martynova, 1976)	24,3	6,3	5,9	–	2,5	0,4	–	5,3	1,9	0,8	7,2
<i>Tetracanthella wahlgreni</i> Axelson, 1907	–	–	–	–	–	–	–	46,9	4,5	1,4	–
<i>Willemia anophthalma</i> Börner, 1901	–	0,5	–	1,1	0,2	1,7	–	6,2	49,0	0,3	1,8
Средняя численность, тыс. экз./м ²	19,7±4,8	24,6±9,7	40,5±3,6	36,1±14,6	28,9±4,7	33,7±7,8	2,7±1,6	3,8±0,8	20,9±6,7	63,3±4,9	66,4±22,4
Видовое богатство, S	5	17	11	15	28	34	10	13	12	18	13
Видовая насыщенность	3,0±0,1	5,8±1,0	7,0±2,1	8,3±0,9	6,3±0,7	11,5±1,5	2,6±0,7	4,1±0,5	7,3±0,3	9,5±1,3	7,3±1,8
Индекс Шеннона, H	0,73	1,52	1,58	1,12	1,69	2,36	2,02	1,88	1,70	1,46	1,24
Индекс Пиелоу, E	0,41	0,27	0,44	0,20	0,19	0,31	0,75	0,51	0,46	0,24	0,27

Примечание: пояснения как в таблице 2.

Note: remarks as under Table 2.

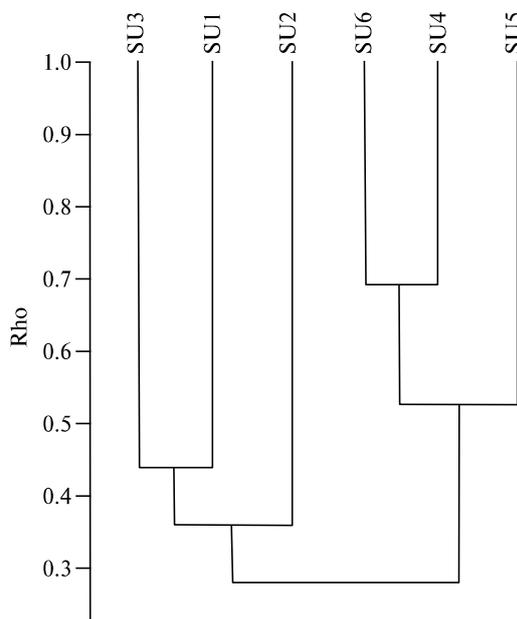


Рис. 2. Кластерный анализ сходства населения коллембол обследованных растительных группировок верхнего течения р. Сула (индекс *Rho*). Обозначение участков дано в Материалах и методах.

Fig. 2. Cluster analysis of the similarity of springtail populations in the examined plan communities of the river Sula (*Rho* index). Designation of plots as given under Material and methods.

et al., 2015, 2017; Taskaeva, 2020], что сопоставимо с полученными результатами по фауне ногохвосток среднего течения р. Большая Роговая, где зарегистрировано 59 видов. Учитывая, что изученные локаль-

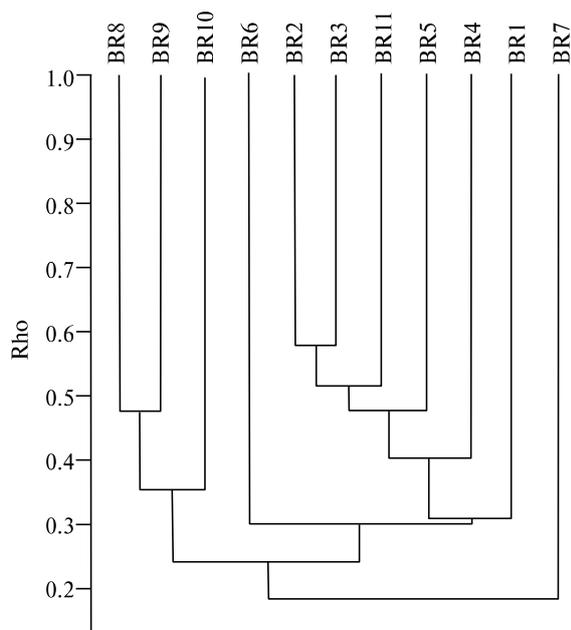


Рис. 3. Кластерный анализ сходства населения коллембол обследованных растительных группировок среднего течения р. Большая Роговая. Обозначение участков дано в Материалах и методах.

Fig. 2. Cluster analysis of the similarity of springtail populations in the examined plan communities of the river Bolshaya Rogovaya (*Rho* index). Designation of plots as given under Material and methods.

ные фауны находятся на стыке биоклиматической зоны тундры и леса, то для сравнения проанализированы фауны лесных экосистем Архангельской области и Республики Коми. Опубликованные оценки локального богатства фауны разных лесных районов северной тайги Архангельской области, как правило, не превышают уровня в 42–48 видов [Kuznetsova, 2019b, c], а Республики Коми — 48–65 [Taskaeva, Dolgin, 2008; Taskaeva, 2009]. Однако, согласно неопубликованным данным, локальные фауны ногохвосток северотаёжных лесов Республики Коми богаче и включают 56–79 видов.

Обращает на себя внимание и изменения богатства фаун в меридиональном направлении. При условном делении районов исследования (не включая острова Колгуев, Долгий, Вайгач) на западный (полуостров Канин, Малоземельская тундра, Архангельская область) и восточный (Югорский полуостров, Большеземельская тундра, Республика Коми) в направлении с запада на восток отмечается повышение уровня видового богатства локальных фаун. Если сообщества коллембол лесных, лесотундровых и тундровых экосистем западного района включают 15–57, то восточных уже 45–88 видов, что, по-видимому, связано со смешанным составом её фауны, а именно наличием ряда европейских и сибирских элементов на востоке европейской части России [Babenko et al., 2017; Makarova et al., 2019]. На основании этого сравнения можно заключить, что локальные фауны верховьев р. Сула (Малоземельская тундра) и среднего течения р. Большая Роговая (Большеземельская тундра), с одной стороны, богаты, т.к. соответствуют значениям видового богатства, полученным для западных и восточных районов европейского Севера России. А с другой стороны, потенциальное число видов в районах исследований должно быть выше [Chao, 1984]: 67,1 — в окрестностях р. Сула, и 69,1 — р. Большая Роговая. Сама по себе данная величина для верховьев р. Сула мало реалистична в отличие от таковой р. Большая Роговая, но обе свидетельствуют о недооценке видового разнообразия локальных фаун.

Общий состав фауны, как и её бореальный облик, обследованных районов оказался вполне предсказуемым. Единичные арктические формы лишь подтверждают данное положение. Кроме того, полученные ранее результаты по разным локалитетам Большеземельской и Малоземельской тундр [Taskaeva et al., 2015; Taskaeva, Nakul, 2016; Konakova et al., 2017; Taskaeva et al., 2020] также свидетельствуют о бореальном характере фауны коллембол. Вместе с тем, нельзя не отметить существенно более «южный» облик фауны ногохвосток верховьев р. Сула, расположенных в условно западном районе по сравнению с таковой р. Большая Роговая, находящейся на востоке европейского Севера России. Так, в растительных сообществах р. Сула очень высок удельный вес бореальных и полизональных видов (более 80%), и только один вид является гемиярктическим. В экосистемах р. Большая Роговая видов с арктическим

распространением больше, встречаются гипоаркты, а доля бореальных и полизональных форм составляет около 60 %. Интересно, что аналогичная картина показана для фауны ногохвосток тундр Кольского полуострова в сравнении с сибирскими аналогами [Babenko, 2012]. Полученные результаты позволяют предположить, что меридиональная географическая закономерность, обусловленная нарастанием континентальности климата в направлении с запада на восток [Isachenko et al., 1995], играет определённую роль в формировании видового богатства локальных фаун ногохвосток. Однако данное предположение требует дальнейших исследований.

Ценоотические фауны конкретных местообитаний лесотундры относительно богаты видами и не уступают таковым лесных сообществ. Так, схожее число видов (23–34) отмечается при однократных учётах в лесных экосистемах рек Сула и Большая Роговая (табл. 2, 3), а также Архангельской области и Республики Коми [Kuznetsova, 2005; Taskaeva, Dolgin, 2008]. Для тундровых экосистем показана иная картина: результаты свидетельствуют о 12–20 (медиана 14,5) видах, а данные литературы [Taskaeva et al., 2015; Taskaeva, Nakul, 2016, 2017; Konakova et al., 2017] регистрируют 11–49 видов (медиана 28). Сходного соотношения другого показателя структуры населения — уровня плотности группировки также не наблюдается. Численность населения ногохвосток лесных экосистем рек Сула и Большая Роговая практически в 2–3 раза ниже таковой лесных сообществ Русской равнины: 4,7–33,7 против 11,8–59,6 тыс. экз./м² [Kuznetsova, 2005; Taskaeva, Dolgin, 2008]. В то же время уровень плотности коллембол тундровых экосистем обследованных районов сравним с таковым восточно-европейских тундр: 6,7–63,3 против 11,8–82,4 тыс. экз./м² [Taskaeva et al., 2015; Taskaeva, Nakul, 2016; Konakova et al., 2017]. Однако ранее уже неоднократно отмечалось, что численность — это динамичный показатель, который зависит от ряда факторов [Kuznetsova, 2005].

Уровень инвентаризационного разнообразия коллембол обследованных лесотундровых экосистем значительно ниже (табл. 2, 3) по сравнению с бореальными лесами, где значения индекса Шеннона, как правило, составляют 2,0–3,9 [Kuznetsova, 2005; Taskaeva, Dolgin, 2008], и тундрами, где показатели индекса варьируют от 1,3 до 2,5 [Taskaeva et al., 2015; Konakova et al., 2017]. Низкие оценки разнообразия, полученные для сообществ ногохвосток лесотундры, отражают преобладание лишь одного-двух видов в каждом фитоценозе. В большинстве лесных экосистем обследованных территорий таким массовым видом является убиквист *F. quadrioculata* (Tullberg, 1871) (табл. 2, 3), что сближает его с населением ногохвосток хвойных лесов бореальной зоны. Однако в лесной зоне, как правило, высокого уровня обилия достигает другой широко распространённый вид *I. minor* (Schäffer, 1896) [Kuznetsova, 2005; Taskaeva, Dolgin, 2008]. Столь резкое преобладание

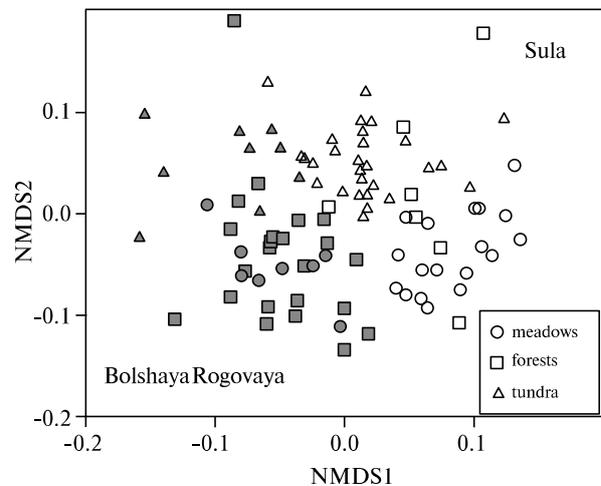


Рис. 4. Ординация населения коллембол разных лесотундровых экосистем (PAST, модуль non metric MDS, индекс *Rho*). Река Сула — белый маркер, река Большая Роговая — чёрный маркер.

Fig. 4. Ordination of the collembola populations of different forest-tundra ecosystems (PAST software, non-metric MDS, *Rho* index). Sula river — white marks, Bolshaya Rogovaya river — black marks.

F. quadrioculata (Tullberg, 1871) в лесных сообществах р. Большая Роговая свидетельствует, по-видимому, об экстремальных условиях, формирующихся в пойме реки, что согласуется с данными литературы [Kuznetsova, 2009]. Общей особенностью населения коллембол тундровых участков обследованных территорий и аналогичных южно-тундровых ландшафтов Ненецкого автономного округа является полнотность массовых видов, о чём свидетельствует ядро доминантов и субдоминантов, представленное в разных группировках практически одними и теми же видами, например такими, как *T. wahlgreni* Axelson, 1907, *F. quadrioculata* (Tullberg, 1871). Как показали предыдущие исследования [Babenko, 2012], такая схожесть, скорее всего, является общей закономерностью, связанной с умеренной экстремальностью условий южных тундр и их относительной «оптимальностью» как для гипоарктических, так и для бореальных видов.

Заключение

В экосистемах лесотундры верхнего течения р. Сула (Малоземельская тундра) и среднего течения р. Большая Роговая (Большеземельская тундра) обнаружено 75 видов, а с учётом данных, полученных ранее для Республики Коми [Bombusova, Kuznetsova, 1981; Kuznetsova, 2019a] — 94 вида коллембол. По таксономической структуре изученная фауна имеет черты, типичные для равнинной южной тундры восточноевропейского сектора Субарктики. Более половины видового состава приходится на лесные и полизональные формы, арктических форм немного. Структура населения ногохвосток характеризуется доминированием немногих массовых видов и подобна таковой тундровой зоны.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Разнообразие фауны и пространственно-экологическая структура животного населения европейского северо-востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения» № 122040600025-2.

References

- Babenko A.B. 2012. Springtails (Hexapoda, Collembola) of tundra landscapes of the Kola Peninsula // *Entomological Review*. Vol.92. No.5. P.497–515.
- Babenko A.B., Potapov M.B., Taskaeva A.A. 2017. The Collembola fauna of the East-European tundra // *Russian Entomological Journal*. Vol.26. No.1. P.1–30.
- Bombusova E.P., Kuznetsova N.A. 1981. [Microarthropods of forested tundra soils in Sivaya Maska surroundings] // *Problems of soil zoology*. Kiev. P.34–35. [In Russian].
- Callaghan T.V., Werkman B.R., Crawford R.M. 2002. The tundra-taiga interface and its dynamics: concepts and applications // *Ambio*. Vol.12. P.6–14.
- Chao A. 1984. Non-parametric estimation of the number of classes in a population // *Scandinavian Journal of statistics*. Vol.11. No.4. P.265–270. <https://doi.org/10.2307/4615964>.
- Chernov Yu.I. 2008. *Ecology and Biological Geography*. Selected works. Moscow: KMK Scientific Press. 580 p. [In Russian].
- Dedov A.A. 2006. [Vegetation of the Malozemelskaya and Timanskaya tundra]. Syktyvkar. 160 p. [In Russian].
- Engelmann H.D. 1978. Zur dominantklassifizierung von Bodenarthropoden // *Pedobiologia*. Bd.18. S.378–380. [https://doi.org/10.1016/S0031-4056\(23\)00612-1](https://doi.org/10.1016/S0031-4056(23)00612-1).
- Fierer N., Strickland M.S., Liptzin D., Bradford M.A., Cleveland C.C. 2009. Global patterns in belowground communities // *Ecology Letters*. Vol.12. No.11. P.1238–1249. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01360.x>.
- Gorodkov B.N. 1935. [Vegetation of the tundra zone of the USSR]. Moscow–Leningrad: Academy of Sciences of USSR. 142 p. [In Russian].
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST — Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. Vol.4. No.1. P.1–9.
- Isachenko A.G. 1995. [Physiographic characteristics of the region]. [The state of the environment of the North-Western and Northern regions of Russia]. Saint Petersburg: Nauka. P.7–30. [In Russian].
- Konakova T.N., Kolesnikova A.A., Taskaeva A.A., Nakul G.L. 2017. Diversity of soil invertebrates in ecosystems of the Chernaya river basin, the Bolshezemelskaya tundra, Nenetskiy Autonomnyy Okrug, Russia // *Euroasian Entomological Journal*. Vol.16. No.1. P.88–98 [In Russian].
- Kuznetsova N.A. 2005. [Organization of communities of soil-dwelling Collembola]. Moscow: Prometei. 244 p. [In Russian].
- Kuznetsova N.A. 2009. Communities in extreme natural and anthropogenic conditions: a case study of collembolan taxocoenoses // *Species and Communities in Extreme Environments*. Sofia-Moscow: Pensoft Publishers & KMK Scientific Press. P.441–458.
- Kuznetsova N.A. 2019a. Collembola of forested tundra in Vorkuta surroundings (1978–1979 and 1985). Version 1.1. Moscow Pedagogical State University (MPSU). Sampling event dataset <https://doi.org/10.15468/msakst>. Accessed via GBIF.org on 2022.II.08.
- Kuznetsova N.A. 2019b. Collembola of coniferous forests in the river Mezen' surroundings, Arkhangelsk region. Version 1.1. Moscow Pedagogical State University (MPSU). Sampling event dataset <https://doi.org/10.15468/ebzeuw>. Accessed via GBIF.org on 2022.III.28.
- Kuznetsova N.A. 2019c. Collembola of coniferous forests of the northern part of Arkhangelsk region. Version 1.1. Moscow Pedagogical State University (MPSU). Sampling event dataset <https://doi.org/10.15468/gerjyl>. Accessed via GBIF.org on 2022.III.28.
- Lapteva E.M., Deneva S.V., Degteva S.V. 2020. [Floodplain soils of river valleys as an object of special protection in the Komi Republic's system of protected areas] // [Transactions of Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences]. No.8. P.46–64. [In Russian]. <https://doi.org/10.17076/bg1155>.
- Makarova O.L., Anufriyev V.V., Babenko A.B., Bizin M.S., Glazov P.M., Kolesnikova A.A., Marusik Yu.M., Tatarinov A.G. 2019. [Fauna of East European tundra: the input of «Siberian» species] // [Bulletin of the North-East Scientific Center, Russia Academy of Sciences Far East Branch]. No.1. P.59–71 [In Russian]. <https://doi.org/10.34078/1814-0998-2019-1-59-71>.
- Potapov A., Guerra C., van den Hoogen J., Babenko A., Bellini B., Berg M., Chown S., Deharveng L., Kováč L., Kuznetsova N., Ponge J-F., Potapov M., Russell D., Alexandre D., Alatalo J., Arbea J., Bandyopadhyay I., Bernava V., Bokhorst S., Bolger T., Castañomeneses G., Chauvat M., Chen T-W., Chomel M., Classen A., Cortet J., Čuchta P., de la Pedrosa A.M., Ferreira S., Fiera C., Filser J., Franken O., Fujii S., Koudji E.G., Gao M., Gendreau-Berthiaume B., Gomez-Pamies D., Greve M., Handa T., Heiniger Ch., Holmstrup M., Homet P., Ivask M., Janion-Scheepers Ch., Jochum M., Joimel S., Jorge B.C., Jucevica E., Ferlian O., Filho L.C.O., Klauber-Filho O., Baretta D., Krab E., Kuu A., de Lima E., Lin D., Lindo Z., Liu A., Lu J.-Z., Luciañez M.J., Marx M., McCary M., Minor M., Nakamori T., Negri I., Ochoa-Hueso R., Palacios-Vargas J., Pollierer M., Querner P., Raschmanová N., Rashid M.I., Raymond-Léonard L., Rousseau L., Saifutdinov R., Salmon S., Sayer E., Scheunemann N., Scholz C., Seeber J., Shveenkova Y., Stebaeva S., Sterzynska M., Sun X., Susanti W., Taskaeva A., Thakur M., Tsiafouli M., Turnbull M., Twala M., Uvarov A., Venier L., Widenfalk L., Winck B., Winkler D., Wu D., Xie Z., Yin R., Zeppelini D., Crowther T., Eisenhauer N., Scheu S. 2023. Globally invariant metabolism but density-diversity mismatch in springtails // *Nature Communications*. Vol.14. Art.674. P.1–13. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-36216-6>.
- Ranson K.J., Sun G., Kharuk V.I., Kovacs K. 2004. Assessing tundra-taiga boundary with multi-sensor satellite data // *Remote Sensing of Environment*. Vol.93. P.283–295. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2004.06.019>.
- Soil atlas of the Komi Republic. 2010. Syktyvkar. 356 p. [In Russian].
- Taskaeva A.A. 2009. Springtail (Collembola) assemblages in floodlands of the taiga zone of the Republic of Komi // *Entomological Review*. Vol.89. No.8. P.965–974.
- Taskaeva A.A. 2020. [Collembola of terrestrial ecosystems near Pymvashor stream (Subarctic Hydrothermal System)] // [Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences]. [In Russian]. Sampling event dataset <https://doi.org/10.15468/ty35e8>. Accessed via GBIF.org on 2022.I.24.
- Taskaeva A. 2022. [Collembola of forest tundra ecosystems of the Sula (Malozemelskaya tundra) and Bolshaya Rogovaya (Bolshezemelskaya tundra) rivers] // [Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences]. [In Russian]. Sampling event dataset <https://doi.org/10.15468/x42hek>. Accessed via GBIF.org on 2022.III.04.
- Taskaeva A.A., Dolgin M.M. 2008. [Microstational distribution of Collembola in spruce forests] // *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. Vol.113. No.5. P.16–22 [In Russian].
- Taskaeva A.A., Nakul G.L. 2016. First data on Collembola (Hexapoda, Collembola) of the Malozemelskaya tundra, Russia // *Euroasian Entomological Journal*. Vol.15. No.2. P.159–163. [In Russian].
- Taskaeva A.A., Nakul G.L. 2017. Collembola from the Korotaikha river valley of Bolshezemelskaya tundra, Nenetskiy Autonomnyy Okrug of Russia // *Euroasian Entomological Journal*. Vol.16. No.2. P.57–59 [In Russian].
- Taskaeva A.A., Kolesnikova A.A., Nakul G.L. 2020. Springtails (Hexapoda, Collembola) of some plant communities of the Pechora

- Delta // Russian Entomological Journal. Vol.29. No.4. P.343–349. <https://doi.org/10.15298/rusentj.29.4.01>.
- Taskaeva A.A., Kolesnikova A.A., Konakova T.N., Kudrin A.A. 2017. Zoooda-
phon of the East European tundra // Proceedings of the Komi Science Centre
of the UDRAS. No.4. P.15–24. [In Russian].
- Taskaeva A.A., Kudrin A.A., Konakova T.N., Kolesnikova A.A.
2015. Diversity of soil invertebrates in ecosystems near the
Padimeyskie lakes in the Bolshezemelskaya tundra region
of Russia // Euroasian Entomological Journal. Vol.14. No.5.
P.480–488. [In Russian].

Поступила в редакцию 4.4.2022