

## Почвенная мезофауна бореальных лесов европейского северо-востока России

### Soil macrofauna of the boreal forests in the north-eastern part of European Russia

А.А. Колесникова, Т.Н. Конакова  
A.A. Kolesnikova, T.N. Konakova

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

Institute of biology Komi Science Center, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Kommunisticheskaya Str. 28, Syktyvkar 167982 Russia.

**Ключевые слова:** тайга, сосновые и еловые леса, крупные почвенные беспозвоночные, состав, численность, Республика Коми.

**Key words:** taiga, pine and spruce forests, soil macrofauna, taxonomic composition, density, Komi Republic.

**Резюме.** Приведены данные о таксономическом составе и численности почвенной мезофауны в сосняках лишайникового, зеленомошно-лишайникового, зеленомошного и сфагнового типа, в ельниках зеленомошного, долгомошного, сфагнового и травянистого типа в Республике Коми. Мезофауна сосновых лесов представлена 12 надвидовыми таксонами, доминируют Aranei, Lithobiidae, Staphylinidae, Carabidae. Высокое таксономическое богатство мезофауны характерно для средне-таёжных сосняков зеленомошного типа. Снижение разнообразия и численности почвенных беспозвоночных отмечено в сосняках лишайникового и сфагнового типа подзоны средней тайги. В северотаёжных сосняках зеленомошного и сфагнового типа существенных различий по численности мезофауны не выявлено, здесь доминируют Lumbricidae, Coccidae, Thysanoptera, Cantharidae и Diptera. Мезофауна еловых лесов состоит из 16 надвидовых таксонов, доминируют Aranei и Lithobiidae. Наблюдается снижение относительного обилия Staphylinidae и Carabidae, так как сплошной однородный покров из мхов в еловых лесах выравнивает условия их обитания и уменьшает количество экологических ниш. Но в еловых лесах зарегистрированы редкие в бореальной зоне европейского северо-востока России группы: Polyzoniidae, Geophilidae, Pseudoscorpiones. В среднетаёжных ельниках численность мезофауны относительно стабильна, максимальные её значения зарегистрированы в лесах зеленомошного и травянистого типа. В ельниках сфагновых подзоны средней тайги численность мезофауны не ниже средних значений для ельников чернично-зеленомошных. В северотаёжных ельниках зеленомошного, долгомошного и сфагнового типа общая численность мезофауны возрастает относительно средней тайги за счёт Coccidae, Diptera, Cantharidae, Elateridae, что характерно и для сосновых лесов этой подзоны.

**Abstracts.** Data on the taxonomic diversity and abundance of soil macrofauna are provided in four types of pine forest (lichen, green moss and lichen, green moss, sphagnum), and in four types of spruce forest (green moss, hair cap moss, sphagnum, herb) in the Komi Republic (north-eastern part of European Russia). The macrofauna of pine forests is repre-

sented by 12 supraspecific taxa, dominated by Aranei, Lithobiidae, Staphylinidae and Carabidae. The high taxonomic diversity of soil invertebrates is characteristic of the green moss type pine forests in the middle taiga. A decrease in diversity and abundance of soil invertebrates is noted in pine forests of lichen and sphagnum type in the middle taiga. The macrofauna abundance is not significantly different in the northern taiga pine forests of green moss and sphagnum type; however, they are dominated by Lumbricidae, Coccidae, Thysanoptera, Cantharidae and Diptera. The soil macrofauna of spruce forests consists of 16 taxa, of which Aranei and Lithobiidae are dominant. The decrease in the relative abundance of Staphylinidae and Carabidae in spruce forests as a result of the decrease in the number of ecological niches due to the continuous uniform moss cover. However, rare groups of invertebrates (Polyzoniidae, Geophilidae, Pseudoscorpiones) are registered in spruce forests; in those of the middle taiga, macrofauna numbers are rather stable, a maximum being recorded in both green moss and herb forest types. In the middle taiga, the number of invertebrates in the sphagnum type of spruce forests are very similar to those in spruce green moss forests. The density of macrofauna of green moss, hair cap moss and sphagnum types in the northern taiga spruce increases at the expense of Coccidae, Diptera, Cantharidae and Elateridae. The same tendency is also characteristic for the soil macrofauna of pine forests in the northern taiga.

### Введение

Бореальные леса (тайга) представляют наиболее распространённый на суше тип зональной растительности, занимающей самое большое пространство во внутритропических широтах северного полушария. В северной Евразии и Америке биом бореальных лесов занимает равнинные и горные территории. Западный приатлантический форпост бореальных лесов представляют еловые леса Норвегии, темнохвойная тайга является доминирующей формацией в Скандинавии и на севере России. В этом секторе зональный тип таёжной растительности — еловые леса. На северо-

западе до бассейна Печоры тайга распространяется севернее полярного круга. От Белого моря до Урала темнохвойная тайга непосредственно граничит с тундрой на севере. Темнохвойная тайга комбинируется с массивами светлохвойных лесов, которые на европейской территории России представлены сосновыми лесами [Striganova, Porjadina, 2005]. Хвойные леса европейского северо-востока России представляют собой длительно существующие саморегулирующиеся экологические системы [Bioproduction process ..., 2001].

Масштабные исследования почвенной фауны в Европе и России, проводящиеся с 30–40-х годов XX века, выявили значительное число видов почвенных беспозвоночных — представителей микро- и мезофауны, населяющих таёжную зону. Изучение почвенной фауны Российского Европейского трансекта было начато ещё в начале 1950-х гг. по инициативе академика М.С. Гилярова и профессора К.В. Арнольди с целью выявления связей животного населения почвы с характером почвенно-растительного покрова. Накопленный за многие годы материал позволил провести анализ зональных изменений сообществ почвенных беспозвоночных на Русской равнине [Striganova, 1997]. По сравнению с южными регионами, почвы таёжной зоны отличаются невысоким разнообразием беспозвоночных животных, что проявляется в отсутствии таксонов (Isopoda) или в снижении роли некоторых (Diploroda) из них. Бореальные леса европейского северо-востока России населяют десять видов Lumbricidae, семь видов многоножек из семейств Polyzoiiidae, Julidae, Lithobiidae и Geophilidae, более 100 видов Carabidae, примерно 200 видов Staphylinidae, 60 видов Elateridae [Medvedev, 2005; Konakova et al., 2010; Krylova et al., 2011; Akulova et al., 2017; Kolesnikova et al., 2017]. Первое место по численности в составе почвенной мезофауны европейской тайги занимают представители семейств Lithobiidae, Carabidae, Staphylinidae, Elateridae [Schneider et al., 1984; Koivula et al., 1999; Sharova, Filippov, 2004; Kolesnikova, 2007; Gryuntal, 2008; Belova, 2009]. С продвижением с юга на север в пределах таёжной зоны видовое разнообразие почвенных беспозвоночных уменьшается. Это характерно не только для европейской тайги, но и для Сибири [Mordkovich, 1995; Glazov, 2004]. Однако до сих пор недостаточно определены уровни таксономического разнообразия и численности почвенных животных в бореальных лесах европейского северо-востока России, различающихся по составу древостоя, напочвенного покрова, режимов инсоляции и увлажнения, что и являлось целью данного исследования.

### Район исследования, материал и методика

Почвенная мезофауна сосновых и еловых лесов исследовалась в десяти локалитетах, расположенных в пределах Республики Коми (табл. 1).

**Сосновые леса.** По характеру напочвенного покрова в сосновых лесах и господствующих в них растений выделяют следующие основные типы: сосняки лишайниковые, зеленомошные, сфагновые. Сосняки лишайниковые распространены по всей таёжной зоне по борovým террасам, флювиогляциальным равнинам с сильно оподзоленными почвами и железистыми подзолами на сухих песках. Древесный ярус обычно состоит из одной сосны, высота деревьев в средней тайге достигает 15–24 м, диаметры ствола — 15–50 см. Сосняки зеленомошно-лишайниковые характеризуются парцеллярной структурой и представляют собой переходный тип между сосняками лишайниковыми и зеленомошными. Сосняки зеленомошные чаще встречаются в подзонах южной и средней тайги, в северной тайге распространены только на борových террасах. Для них характерны подзолистые и подзолисто-глеевые почвы разного механического состава. Древесный ярус представлен только сосной, в подросте сосны и ели преобладает последняя. В травяно-кустарничковом ярусе в качестве доминантов выступают черника, брусника, голубика. Моховой ярус хорошо развит и состоит из двух–трех видов зелёных мхов. Сосняки сфагновые занимают большие площади в пределах таёжной зоны, но особенно характерны для северной и крайнесеверной тайги. Сосняки сфагновые расположены на ровных или слегка пониженных участках водоразделов, на плохо дренированных борových террасах. Для них характерны торфяно-подзолистые и торфяные почвы с застойным увлажнением. Поэтому сосновый древостой здесь угнетенный, а в напочвенном покрове господствуют сфагновые мхи [Forests..., 1999].

**Еловые леса.** Ельники являются основной формой темнохвойных лесов европейского Северо-Востока. Они занимают водораздельные пространства, увалистую полосу Приуралья, склоны Уральских гор и Тимана, долины таёжных рек. Ельники зеленомошные являются зональным типом еловых лесов в регионе, развивающимся на плакорах и наиболее приспособленным к климатическим и эдафическим условиям таёжной зоны. Доминирует в древесном ярусе ель. В травяно-кустарничковом покрове господствуют кустарнички и травы, главной особенностью зеленомошных ельников является наличие в них хорошо развитого мохового покрова из зелёных мхов. К этому типу нами отнесены такие ассоциации как ельник чернично-зеленомошный, ельник кустарничково-зеленомошный, ельник хвощево-разнотравно-зеленомошный. Ельники долгомошные являются заболачивающимися сообществами, в которых с ростом увлажнения и ухудшения аэрации почв развивается мощный моховый покров из *Polytrichum commune* Hedw, 1801. Одноименные ассоциации данного типа приурочены к подзонам северной и крайнесеверной тайги, где занимают ровные, пониженные пространства водоразделов с торфянисто-подзолисто-глеевыми суглинистыми почвами. Сообщества типа сфагновых

Таблица 1. Характеристика пробных участков  
Table 1. Characteristic of sample plots

Тип леса	Локалитет (число участков)	Число почвенных проб	Количество экземпляров беспозвоночных
Сосняк лишайниковый	II (1), IV (2), V(1), VII (1), VIII (1)	60	190
Сосняк зеленомошно-лишайниковый	I (2), II (1), IX (1)	40	335
Сосняк зеленомошный	II (1), IV (3), VI (1), VII (1), IX (1)	70	612
Сосняк сфагновый	II (1), IV (1), IX(1)	30	380
Ельник зеленомошный	V (1), IX (1)	20	202
Ельник чернично-зеленомошный	I (1), III (1), VII (2)	40	204
Ельник кустарничково-зеленомошный	VII (1), VIII (1)	20	115
Ельник хвощево-разнотравно-зеленомошный	X (1)	10	40
Ельник долгомошный	IX (1)	10	227
Ельник сфагновый	III (1), V (1), IX (1)	30	273
Ельник морошково-сфагновый	VII (1)	10	28
Ельник травянистый	IV (1), V(1), VII (1)	30	235

Примечание: I — посёлок Кэччойяг, Сыктывдинский р-н Республики Коми, подзона средней тайги; II — заказник Белый, Усть-Вымский р-н Республики Коми, подзона средней тайги; III — заказник Ляльский, Княжпогостский р-н Республики Коми, подзона средней тайги; IV — посёлок Якша, Троицко-Печорский р-н Республики Коми, подзона средней тайги; V — село Усть-Унья, Троицко-Печорский р-н Республики Коми, подзона средней тайги; VI — гора Коип, хр. Поясовый Камень, Северный Урал, Печоро-Ильчский заповедник, подзона средней тайги; VII — река Велью, Сосногорский р-н Республики Коми, подзона средней тайги; VIII — город Ухта, Республика Коми, подзона средней тайги; IX — река Печора, окрестности дер. Конецбор Печорского р-на Республики Коми, подзона северной тайги; X — река Большая Роговая, на границе Ненецкого АО и Республики Коми, подзона крайнесеверной тайги.

Note: I — village Kechchoyag, Sictivdin region of Komi Republic, middle taiga; II — reserve Belii, Ust'-Vimskii region of Komi Republic, middle taiga; III — reserve Lyal'skii, Knyazhpogostskii region of Komi Republic, middle taiga; IV — village Yakcha, Troitsko-Pechorskii region of Komi Republic, middle taiga; V — village Uct'-Un'ya, Troitsko-Pechorskii region of Komi Republic, middle taiga; VI — mountain Koip, ridge Poyasovii Kamen', North Ural, Pechoro-Ilichskii reserve, middle taiga; VII — river Vel'u, Sosnogorskii region of Komi Republic, middle taiga; VIII — city Ukhhta, Komi Republic, middle; IX — river Pechora, locality of village Konetsbor, Pechorskii region of Komi Republic, northern taiga; X — river Bol'shaya Rogovaya, on border Nenets Autonomous Region and Komi Republic, extremely northern taiga.

ельников встречаются во всех подзонах тайги на ровных междуречных пространствах, в долинах рек, по краям болот, но наибольшие площади занимают в северной и крайнесеверной тайге. Для этих ельников характерны избыточное увлажнение и низкая аэрация торфянистых и торфяных почв. Древесный ярус разреженный, состояние его неудовлетворительное. В ельнике морошково-сфагновом абсолютным доминантом в травяно-кустарничковом ярусе является морошка. Сообщества типа травянистых ельников формируются в условиях проточного, чаще избыточного увлажнения, на богатых слабоподзолистых, дерново-подзолистых и дерново-глеевых почвах, занимают надпойменные и пойменные террасы речных долин. В древостое господствующее положение занимает ель. В травостое присутствуют многочисленные виды лесного высокоотравья, луговое-лесные и луговые растения, кустарнички почти отсутствуют, изредка встречается черника, сплошного мохового покрова нет, мхи обычно образуют пятна разной величины [Forests..., 1999].

Для учёта беспозвоночных-представителей размерно-функциональной группы «мезофауна» применяли метод отбора почвенных проб размером

0,0625 м<sup>2</sup> [Quantitative ..., 1987]. На каждом пробном участке площадью 25х25 м случайным образом при помощи пробоотборника отбирали за один раз 10 почвенных образцов на глубину органического горизонта 7–10 см, достаточных для учёта крупных беспозвоночных животных. Отбор почвенных образцов проводили один раз за вегетационный период, в 2002–2012 гг. Всего было обследовано 37 биотопов, взято 370 почвенных образцов и собрано более 2500 экземпляров почвообитающих беспозвоночных (табл. 1). В ходе камеральной обработки проведено определение таксономического состава почвенной мезофауны, в том числе до вида идентифицированы семейства Lumbricidae, Lithobiidae, Geophilidae, Carabidae, Staphylinidae и Elateridae. Обработка результатов проведена в программе Excel 10.0 [Potarov, Kuznetsova, 2011]. Для каждой таксономической группы рассчитаны численность и стандартная ошибка (экз./м<sup>2</sup> ± SE).

## Результаты и обсуждение

Мезофауна сосновых лесов представлена 12 надвидовыми таксонами (табл. 2, 3). Ядро почвенной ме-

Таблица 2. Численность почвенных беспозвоночных (экз./м<sup>2</sup>±SE) в сосняках лишайниковых и зеленомошно-лишайниковыхTable 2. Density of soil invertebrate (ind./m<sup>2</sup>±SE) in pine lichen forest and pine green moss lichen forest

Таксон	Сосняк лишайниковый (Pl)						Сосняк зеленомошно-лишайниковый (Pgl)			
	II <sub>Pl</sub>	IV <sub>Pl</sub> (a)	IV <sub>Pl</sub> (b)	V <sub>Pl</sub>	VII <sub>Pl</sub>	VIII <sub>Pl</sub>	I <sub>Pgl</sub> (a)	I <sub>Pgl</sub> (b)	II <sub>Pgl</sub>	IX <sub>Pgl</sub>
Lumbricidae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,6±0,1
Aranei	6,4±0,34	9,6±0,2	38,4±3,2	20,8±1,4	8,0±0,5	17,6±1,3	—	—	18,6±2,5	8,0±0,3
Lithobiidae	3,2±0,06	—	52,8±11,8	11,2±0,8	8,0±0,8	1,6±0,1	30,4±6,2	32,0±4,6	6,4±1,6	6,4±1,2
Staphylinidae, im.+l.	6,4±0,48	3,2±0,4	3,2±0,2	—	3,2±0,2	—	9,6±0,8	8,0±1,4	8,6±1,6	16,0±4,4
Carabidae, im.+l.	3,2±0,08	—	1,6±0,1	—	1,6±0,1	—	4,8±0,2	4,8±0,6	1,6±0,2	14,4±4,6
Elateridae, l.	—	—	4,8±0,2	—	1,6±0,1	—	—	1,6±0,2	—	27,2±3,4
Cantharidae, l.	—	—	—	—	—	—	1,6±0,1	3,2±0,8	3,2±0,3	91,2±8,6
Coleoptera, l.	—	—	—	1,6±0,1	—	—	—	1,6±0,6	—	3,2±0,8
Diptera, l.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	132,8±12
Formicidae	—	48,0±14,4	32,0±6,8	6,4±0,6	—	8±0,5	—	11,2±2,5	—	—
Thysanoptera	—	—	—	—	—	—	—	—	—	81,6±8,3
Heteroptera, im.	—	—	—	1,6±0,1	—	—	—	—	6,4±0,8	—
Общая численность	19,2±1,60	60,8±12,4	132,8±33,8	41,6±4,4	22,4±1,6	27,2±2,2	46,4±4,4	62,4±8,4	44,8±4,6	382,4±34,6

Примечание: \* — расшифровка участков приведена в таблице 1.

Note: \* — decoding of plots is given in the table 1.

зофауны в рассматриваемых сосняках составляют Aranei, Lithobiidae, Staphylinidae, Carabidae. Численность мезофауны, являясь динамическим показателем, варьирует в сосновых лесах одного и того же типа. Например, в среднетаёжных сосняках лишайниковых минимальная численность мезофауны — 19,2 экз./м<sup>2</sup>, максимальная — 132,8 экз./м<sup>2</sup>. Такие отличия объяснимы высокой активностью пауков и муравьёв в лесах данного типа. В сосняках зеленомошно-лишайниковых разброс численности мезо-

фауны более существен, но это объяснимо парцеллярным распределением беспозвоночных в пределах биотопа. При большей относительной площади зеленомошных парцелл в биотопе численность мезофауны выше. Численность мезофауны в северо-таёжном сосняке зеленомошно-лишайниковом (IXPgl) почти в 7–8 раз выше, чем в среднетаёжных сосняках этого типа (табл. 2). Высокая общая численность мезофауны здесь обусловлена присутствием Thysanoptera, а также личинок Cantharidae и Diptera

Таблица 3. Численность почвенных беспозвоночных (экз./м<sup>2</sup>±SE) в сосняках зеленомошных и сфагновыхTable 3. Density of soil invertebrate (ind./m<sup>2</sup>±SE) in pine green moss and pine sphagnum forest

Таксон	Сосняк зеленомошный (Pg)						Сосняк сфагновый (Ps)			
	II <sub>Pg</sub>	IV <sub>Pg</sub> (a)	IV <sub>Pg</sub> (b)	IV <sub>Pg</sub> (c)	V <sub>Pg</sub>	VII <sub>Pg</sub>	IX <sub>Pg</sub>	II <sub>Ps</sub>	IV <sub>Ps</sub>	IX <sub>Ps</sub>
Lumbricidae	—	—	1,6±0,1	—	3,2±0,2	1,6±0,1	—	—	—	105,6±10,2
Aranei	6,4±0,8	60,8±7,2	65,6±1,5	65,6±3,9	32,0±2,8	75,2±10,1	8,0±0,6	3,2±3,2	27,2±1,2	3,2±1,6
Lithobiidae	12,8±1,3	24,0±3,5	40,0±4,1	25,6±1,2	59,2±8,8	43,2±6,8	11,2±1,6	9,6±3,2	12,8±1,6	9,6±1,8
Staphylinidae, im.+l.	16,0±2,4	6,4±0,2	4,8±0,2	4,8±0,2	4,8±0,2	19,2±3,2	3,2±0,1	3,2±2,8	—	33,6±6,4
Carabidae, im.+l.	—	—	1,6±0,1	—	—	—	12,8±1,5	—	—	19,2±8,4
Elateridae, l.	—	—	1,6±0,1	3,2±0,2	—	—	3,2±0,1	—	—	27,2±3,4
Cantharidae, l.	3,2±0,6	—	—	—	—	—	108,8±14,2	—	—	51,2±6,4
Coleoptera, l.	—	11,2±1,4	1,6±0,1	8,0±0,5	—	1,6±0,1	3,2±0,6	—	1,6±0,1	3,2±2,4
Diptera, l.	—	—	—	1,6±0,1	—	4,8±0,2	64±8,2	—	—	222,4±44,4
Coccidae	—	—	—	—	—	—	84,8±16,6	—	—	49,6±6,4
Formycidae	3,2±0,6	8,0±0,2	6,4±0,6	—	—	19,2±0,9	1,6±0,1	—	11,2±1,4	—
Thysanoptera	—	—	—	—	—	—	30,4±6,4	—	—	14,4±2,4
Общая численность	41,6±4,2	110,4±23,8	123,2±7,8	108,8±7,9	99,2±20,6	164,8±44,1	331,2±56,4	16±4,4	52,8±5,8	539,2±68,4

Примечание: \* — расшифровка участков приведена в таблице 1.

Note: \* — decoding of plots is given in the table 1.

(в основном, Chironomidae). Общая численность мезофауны в среднетаёжных сосняках зеленомошных выше (табл. 3), чем в сосняках лишайникового и зеленомошно-лишайникового типа, причём за счёт увеличения численности основных групп Aranei, Lithobiidae, Staphylinidae. В северотаёжном сосняке зеленомошном (IXPg) численность мезофауны повышается за счёт Coccidae, Thysanoptera, Cantharidae и Diptera. Численность мезофауны в среднетаёжных сосняках сфагновых низкая, из состава доминантных групп выпадают Carabidae. В северотаёжном сосняке сфагновом (IXPs) численность мезофауны максимальная (539,2 экз./м<sup>2</sup>) среди всех рассмотренных сообществ: существен не только вклад основных таксономических групп, но и характерных для северотаёжных биоценозов представителей Diptera и Coccidae, а также 20 % от общей численности приходится на Lumbricidae (*Eisenia nordenskioldi nordenskioldi* (Eisen, 1873)). Недавние работы по экофизиологии этого вида, показавшие беспримерную для дождевых червей способность выживать в экстремальных условиях разного рода [Meshcheryakova, Verman, 2014], служат хорошим объяснением успешности его экспансии на север. Таким образом, в среднетаёжных сосняках разнообразие и численность почвенной мезофауны выше в лесах зеленомошного типа. В северотаёжных сосняках из-за относительно одинаковой мощности подстилки и характера наземного растительного покрова создаются достаточно монотонные условия для существования крупных беспозвоночных, поэтому таксономическая структура почвенной мезофауны в сосняках

зеленомошного и сфагнового типа существенно не отличается. Общая численность мезофауны в северотаёжных сосняках превышает аналогичный показатель в среднетаёжных сосняках, что наиболее характерно для сосняка сфагнового, что обусловлено возрастающим вкладом таких таксономических групп в составе мезофауны как Lumbricidae, Coccidae, Thysanoptera, Cantharidae и Diptera.

В составе мезофауны еловых лесов зарегистрировано 16 таксонов, из которых к доминантным группам относятся Aranei и Lithobiidae (табл. 4, 5). Повсеместно в подстилке встречаются Aranei, отдающие предпочтение биотопам с хорошо развитым моховым покровом. Lithobiidae представлены эвритопным в Северной Европе видом *Lithobius curtipes* C.L. Koch, 1847, численность которого сопряжена с увеличением мощности подстилки. Сплошной однородный покров изо мхов в еловых лесах значительно выравнивает условия обитания и уменьшает количество экологических ниш, что способствует снижению относительного обилия Staphylinidae и Carabidae в составе мезофауны. В ельниках чернично-зеленомошном (IIISb-g) и сфагновом (IXSs) зарегистрированы редкие в таёжной зоне группы почвенных беспозвоночных — Polyzoniidae, Geophilidae, Pseudoscorpiones. Общая численность мезофауны в ельниках зеленомошного типа варьирует от 41,6 до 222,4 экз./м<sup>2</sup>, при этом максимум этого показателя отмечен в северотаёжном ельнике (IXSg). Здесь высока численность таких групп как Coccidae, Diptera, Cantharidae, Elateridae (табл. 4). В ельнике (XSh-s), расположен-

Таблица 4. Численность почвенных беспозвоночных (экз./м<sup>2</sup>±SE) в ельниках зеленомошных  
Table 4. Density of soil invertebrate (ind./m<sup>2</sup>±SE) in spruce green moss forest

Таксон	Ельник зеленомошный (Sg, Sb-g, Ss-g, Sh-s)								
	V <sub>Sg</sub>	IX <sub>Sg</sub>	I <sub>Sb-g</sub>	III <sub>Sb-g</sub>	VII <sub>Sb-g (a)</sub>	VII <sub>Sb-g (b)</sub>	VII <sub>Ss-g</sub>	VIII <sub>Ss-g</sub>	X <sub>Sh-s</sub>
Lumbricidae	—	4,8±0,8	—	—	—	—	—	—	3,2±0,1
Aranei	40,0±3,4	4,8±0,8	40,6±6,4	26,8±2,2	51,2±7,6	35,2±2,2	78,4±2,9	11,2±0,8	25,6±2,4
Lithobiidae	17,6±1,1	28,8±2,4	39,0±6,4	32,6±4,2	8,0±0,4	11,2±0,4	38,4±4,4	12,8±2,4	3,2±0,1
Polyzoniidae	—	—	—	1,6±0,8	—	—	—	—	—
Staphylinidae, im.+l.	3,2±0,2	9,6±1,6	1,2±1,2	9,2±1,2	—	6,4±0,4	4,8±0,8	4,8±0,2	—
Carabidae, im.+l.	—	11,2±2,4	—	—	1,6±0,1	3,2±0,2	1,6±0,1	—	3,2±0,1
Elateridae, l.	1,6±0,1	35,2±5,6	2,4±1,2	1,4±1,2	1,6±0,1	—	—	—	—
Cantharidae, l.	—	64,0±10,4	—	—	—	—	—	—	—
Coleoptera, l.	4,8±0,2	—	—	2,8±1,2	1,6±0,1	1,6±0,1	4,8±0,1	4,8±0,2	—
Diptera, l.	—	41,6±6,4	—	—	3,2±0,2	1,6±0,1	8,0±0,4	4,8±0,2	—
Coccidae	—	16,0±4,4	—	—	—	—	—	—	28,8±3,1
Formycidae	28,8±4,8	—	7,2±1,2	5,6±1,2	—	32±1,4	6,4±0,4	3,2±0,4	—
Thysanoptera	—	3,2±0,6	—	—	—	—	—	—	—
Heteroptera, im.	3,2±0,4	3,2±0,6	2,4±1,2	—	—	—	—	—	—
Общая численность	100,8±9,8	222,4±20,2	92,8±2,9	80,0±6,3	67,2±14,2	91,2±4,8	142,4±11,5	41,6±12,4	64,0±12,2

Примечание: \* — расшифровка участков приведена в таблице 1.

Note: \* — decoding of plots is given in the table 1.

Таблица 5. Численность почвенных беспозвоночных (экз./м<sup>2</sup>±SE) в ельниках долгомошных, сфагновых и травянистых  
 Table 5. Density of soil invertebrate (ind./m<sup>2</sup>±SE) in spruce hair cap moss, spruce sphagnum and spruce herb forests

Таксон	Ельник долгомошный	Ельник сфагновый (Ss)				Ельник травянистый (Sh)		
	IX <sub>Sp</sub>	III <sub>Ss</sub>	V <sub>Ss</sub>	VII <sub>Ss</sub>	IX <sub>Ss</sub>	IV <sub>Sh</sub>	V <sub>Sh</sub>	VII <sub>Sh</sub>
Lumbricidae	—	6,4±1,2	1,6±0,1	—	4,8±1,6	17,6±1,2	6,4±0,2	—
Aranei	14,4±4,4	15,0±2,2	36,8±3,4	27,2±3,6	8,0±1,6	67,2±8,2	60,8±3,2	62,4±2,7
Pseudoscorpiones	—	—	—	—	1,6±1,6	—	—	—
Lithobiidae	19,2±4,2	12,8±1,2	28,8±1,7	1,6±0,1	6,4±1,6	25,6±8,6	33,6±3,3	28,8±3,4
Geophilidae	—	—	—	—	1,6±0,8	—	—	—
Staphylinidae, im.+l.	11,2±2,2	7,2±1,4	8,0±0,4	3,2±0,2	24,0±3,2	6,4±0,4	9,6±0,4	19,2±2,9
Carabidae, im.+l.	8,0±1,6	3,2±0,6	—	—	—	1,6±0,1	—	1,6±0,1
Elateridae, l.	70,4±10,4	4,0±0,6	—	4,8±0,2	9,6±1,6	—	—	—
Cantharidae, l.	60,8±8,42	2,4±0,6	—	1,6±0,1	4,8±1,6	—	—	3,2±0,2
Coleoptera, l.	1,6±1,6	1,8±0,6	—	6,4±0,2	1,6±0,8	6,4±0,2	14,4±1,3	1,6±0,1
Diptera, l.	123,2±10,2	12,0±2,0	—	—	172,8±12,6	1,6±0,1	1,6±0,1	1,6±0,1
Coccidae	49,6±9,6	—	—	—	41,6±4,8	—	—	—
Formycidae	—	—	12,8±3,2	—	—	—	—	3,2±0,2
Thysanoptera	4,8±1,6	—	—	—	8,0±1,6	—	—	—
Heteroptera, im.	—	—	—	—	—	—	1,6±0,1	—
Общая численность	363,2±26,3	64,8±4,4	88,0±8,8	44,8±4,9	284,8±18,24	126,4±24,8	128,0±17,6	121,6±4,2

Примечание: \* — расшифровка участков приведена в таблице 1.

Note: \* — decoding of plots is given in the table 1.

ном в крайнесеверной тайге, численность мезофауны соответствует данному показателю в среднетаёжных ельниках чернично-зеленомошных (ISb-g, IISb-g, VIISb-g). В северотаёжном ельнике долгомошном (IXSp) общая численность мезофауны достаточно высока (363,2 экз./м<sup>2</sup>), что обусловлено значимым вкладом тех же групп, что и в ельнике зеленомошном (IXSg). В среднетаёжных ельниках сфагновых общая численность мезофауны соответствует аналогичным значениям в ельниках зеленомошных (табл. 5). В северотаёжном ельнике сфагновом (IXSs) 60% от общей численности мезофауны составляют Diptera (в основном, Chironomidae), чем и вызвана максимальная численность мезофауны в этом биотопе. Мезофауна ельников травянистых проявляет стабильность как по таксономической структуре (доминируют Aranei и Lithobiidae), так и по численности (120 экз./м<sup>2</sup>). Таким образом, в среднетаёжных ельниках численность мезофауны существенно не варьирует, максимальные значения зарегистрированы в лесах зеленомошного и травянистого типа. В северотаёжных ельниках общая численность мезофауны возрастает относительно средней тайги, что характерно и для сосновых лесов этой подзоны.

Выявленный таксономический состав мезофауны в исследуемых лесах соответствует таковому для европейского трансекта [Striganova, 1997]. Для Западной Сибири выявлено, что в направлении от южной тайги к северной проходит тренд снижения разнообра-

зия почвенной мезофауны [Mordkovich et al., 2014] и происходит обеднение почвенной фауны сосновых лесов по сравнению с ельниками [Striganova, Porjadina, 2005]. На уровне отдельных таксонов в бореальных лесах европейского северо-востока России выявлены те же тенденции [Konakova, 2012]: в сосновых лесах мезофауна каждого биотопа насчитывает по 8–15 видов почвообитающих животных, в еловых лесах — по 15–23 вида. Но на уровне крупных таксонов отличия состоят в том, что в сосновых лесах в состав доминантных по численности групп входят Aranei, Lithobiidae, Staphylinidae и Carabidae, а в еловых лесах из этого комплекса лидирующие позиции занимают только Aranei и Lithobiidae. При этом в еловых лесах отмечены такие редкие группы как Polyzoniidae, Geophilidae, Pseudoscorpiones. Кроме того, еловые леса обладают сильной буферностью или способностью противостоять воздействию различных факторов, тем самым обеспечивая поддержание стабильных условий. Это объясняет незначительные изменения численности почвенной мезофауны в ельниках зеленомошного, долгомошного, сфагнового и травянистого типа. Сосновые леса формируют несколько иной комплекс условий для функционирования почвенных беспозвоночных, поэтому численность мезофауны в сосняках лишайникового, зеленомошно-лишайникового, зеленомошного и сфагнового типа существенно различается. Необходимо отметить, что общая численность мезофауны в северотаёжных бореальных лесах на порядок выше, чем в аналогичных сосняках и ель-

никах подзоны средней тайги. Это обусловлено увеличением численности Lumbricidae, Coccidae, Thysanoptera, Cantharidae и Diptera в сосновых лесах, Coccidae, Diptera, Cantharidae и Elateridae — в еловых лесах. В таёжных лесах Центральной Сибири уровень численности почвенных беспозвоночных достигал 200–400 экз./м<sup>2</sup> [Rybalov, 2002; Rybalova, Vorob'eva, 2002], что согласуется с нашими данными. В хвойных лесах для формирования сообществ мезофауны большое значение имеет мощность мохового покрова [Mordkovich, 1995]. Поэтому численность и разнообразие мезофауны в сосняках и ельниках зеленомошного типа отличаются не только стабильностью, но и высокими показателями.

## Выводы

1. Подтверждены ранее установленные для Европейского и Енисейского трансекта [Striganova, 1997; Rybalov, 2002] уровни таксономического богатства и численности почвенной мезофауны в бореальных лесах европейского северо-востока России. Почвенная мезофауна сосновых и еловых лесов представлена 12 и 16 надвидовыми таксонами соответственно. Aranei и Lithobiidae доминируют по численности в хвойных лесах лишайникового, зеленомошного, долгомошного и сфагнового типа. Carabidae и Staphylinidae входят в комплекс доминантных групп в сосняках, а в ельниках малочисленны из-за высокой буферности этих биоценозов, предполагающей выравнивание условий существования беспозвоночных.

2. В экологическом ряду сосняков (лишайниковые, зеленомошно-лишайниковые, зеленомошные, сфагновые) прослежена тенденция к увеличению разнообразия и численности почвенной мезофауны в лесах зеленомошного типа. В сосняках лишайникового типа отмечены наименьшие значения таксономического разнообразия и численности мезофауны. Эти показатели несколько выше в сосняках зеленомошно-лишайниковых, что определяется площадью зеленомошных парцелл. В сосняках сфагновых численность мезофауны может быть ниже или выше, чем в лесах зеленомошного типа, что отражает специфику среднетаёжных или северотаёжных сообществ.

3. В экологическом ряду ельников (зеленомошные, долгомошные, сфагновые, травянистые) разнообразие и численность мезофауны существенно не отличаются, максимальные значения зарегистрированы в лесах зеленомошного и травянистого типа. В северотаёжных ельниках общая численность мезофауны возрастает относительно средней тайги, что характерно и для сосновых лесов этой подзоны.

4. Общая численность мезофауны в северотаёжных бореальных лесах превышает аналогичный показатель в среднетаёжных сообществах, что обусловлено наличием таких массовых групп в составе мезофауны как Lumbricidae, Coccidae, Thysanoptera,

Cantharidae и Diptera — в сосняках, Coccidae, Diptera, Cantharidae, Elateridae — в ельниках.

## Благодарности

Авторы благодарны сотрудникам отдела экологии животных Института биологии Коми НЦ УрО РАН Таскаевой А.А. и Кудрину А.А. за помощь в отборе проб. Работа выполнена в рамках госбюджетной темы НИР отдела экологии животных «Распространение, систематика и пространственная организация фауны и населения животных таёжных и тундровых ландшафтов и экосистем европейского северо-востока России», номер государственной регистрации РК АААА-А17-117112850235-2.

## Литература

- Akulova L.I., Dolgin M.M., Kolesnikova A.A. 2017. [Distribution and abundance of earthworms (Lumbricidae) in middle taiga of the Komi Republic] // Vestnik Instituta Biologii Komi SC UrO RAN. Vol.1(199). P.4–16. [In Russian].
- Belova Ju.N. 2009. [Carabidae complexes of middle taiga forests of the Vologda region] // Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya. No.3. P.14–20. [In Russian].
- [Bioproduction process in forest ecosystems of the North]. 2001. SPb.: Nauka. 278 p. [In Russian].
- [Forests of Komi Republic]. 1999. M. 332 p. [In Russian].
- Glazov M.V. 2004. [The roles of animals in the spruce forests ecosystem]. M.: Pasva. 240 p. [In Russian].
- Gryuntal S.Ju. 2008. [Organization of Carabidae assemblages in forests of Russian Plain]. Moscow: Galleya-Print. 484 p. [In Russian].
- Koivula M., Punttila P., Haila Y., Niemelä J. 1999. Leaf litter and the small-scale distribution of Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in the boreal forests // Ecography. Vol.22. P.424–435.
- Kolesnikova A.A. 2007. [The systematic review and zoogeographical characteristic of rove beetles on the European north-east of Russia] // Bespozvonochnie evropeiskogo severo-vostoka Rossii. Syktyvkar. P.41–57. [In Russian].
- Kolesnikova A.A., Dolgin M.M., Konakova T.N. 2017. [Ground beetles (Coleoptera, Carabidae)]. Syktyvkar: IB Komi NC UrO RAN. 340 p. (Fauna evropeiskogo severo-vostoka Rossii. Zhuzhelici. T.8. P.4). [In Russian].
- Konakova T.N., Kolesnikova A.A., Dolgin M.M. 2010. [Diversity and ecology of Carabidae in the middle taiga forests of the Komi Republic] // Bull. MOIP, Otd. Biol. Vol.115. No.2. P.9–16. [In Russian].
- Konakova T.N. 2012. [Diversity and ecology of ground beetles and rove beetles in the middle taiga forests of Komi Republic]. Diss... kand. biol. nauk. Syktyvkar. 193 p. [In Russian].
- Krylova L.P., Akulova L.I., Dolgin M.M. 2011. [Lumbricidae of boreal zone of Komi Republic]. Syktyvkar. 104 p. [In Russian].
- Medvedev A.A. 2005. [Click beetles]. SPb.: Nauka. 158 p. [In Russian].
- Meshcheryakova E.N., Berman D.I. 2014. [The cold-hardiness and geographical distribution of earthworm (Oligochaeta, Lumbricidae, Moniligastridae)] // Zoologicheskyy Zhurnal. Vol.93. No.1. P.53–64. [In Russian].
- Mordkovich V.G. 1995. [The special features of soil zoobiota in Siberia] // Pochvovedenie. No.7. P.840–849. [In Russian].
- Mordkovich V.G., Lyubechanskii I.I., Berezina O.G., Marchenko I.I., Andrievskii V.S. 2014. [Zooedafon of the northern taiga of Western Siberia: Spatial ecology of soil arthropoda in natural and antropogenic habits]. M.: KMK. 168 p. [In Russian].

- [Quantitative methods in soil zoology]. 1987. M.: Nauka. 287 p. [In Russian].
- Rybalov L.B. 2002. [A zonal-landscape change of soil biota in the Central Siberia and the role of temperature adaptations at the meridional (zonal) distribution of invertebrates] // Russian Entomological Journal. Vol.11. No.1. P.35–37. [In Russian].
- Rybalov L.B., Vorob'eva I.G. 2002. [Soil invertebrates population in taiga ecosystems of middle stream of Enisei river] // Izuchenie biologicheskogo raznoobraziya na Eniseiskom ekologicheskom transekte. Zhivotnyi mir. M.: RASHN. P.8–42. [In Russian].
- Schneider K., Tietze F., Stubbe A. 1984. Untersuchungen zur diurnal Aktivität ausgewählter Carabiden-Arten in Kiefernforsten der Dübener Heide // Pedobiologia. Vol.26. No.2. P.117–130.
- Sharova I.H., Filippov B.Ju. 2004. [Ecology of Carabidae in Dvina Delta]. Arhangel'sk. 116 p. [In Russian.]
- Striganova B.R. 1997. [Zonal trends of dynamic diversity of soil invertebrates] // Dinamika bioraznoobraziya zivotnogo mira. M. P.25–34. [In Russian].
- Striganova B.R., Porjadina N.M. 2005. [Soil animal population of boreal forests of Western Siberian Plane]. M.: KMK. 234 p. [In Russian]

*Поступила в редакцию 27.2.2019*