

Разнообразие почвенных беспозвоночных разнотравных сообществ ручья Иска-Шор (заказник «Адак», Республика Коми)

Diversity of soil invertebrates in mixed grass communities adjacent to the Iska-Shor stream of Adak Nature Reserve, Komi Republic, Russia

А.А. Таскаева, А.А. Колесникова, Т.Н. Конакова, А.А. Кудрин
A.A. Taskaeva, A.A. Kolesnikova, T.N. Konakova, A.A. Kudrin

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: нематоды, дождевые черви, многоножки, коллемболы, жесткокрылые, разнообразие, прибрежные местообитания, северная тайга.

Key words: Nematoda, Collembola, Lumbricidae, Lithobiidae, Coleoptera, diversity, coastal habitats, northern taiga.

Резюме. В статье представлены результаты исследований фауны почвенных беспозвоночных разнотравных сообществ вблизи выхода сероводородных источников ручья Иска-Шор заказника «Адак». Выявлено 49 родов нематод, 46 видов коллембол и 16 семейств, включая 34 вида крупных беспозвоночных. Таксономическое разнообразие нематод и коллембол является типичным для прибрежных экосистем и соответствует данным, полученным для таковых пойм рек и морей. Но структура населения ногохвосток отличается на исследованных участках по сравнению с таковой нематод и мезофауны.

Abstract. 49 Nematoda worm genera, 46 Collembola species and 34 large invertebrate species from 16 families are registered in mixed grass communities near the hydrogen sulfide springs Iska-Shor brook in Adak Nature Reserve, Komi Republic, Russia. The taxonomic diversity of nematodes and collembolans was found to be similar to those in coastal ecosystems, and corresponded with previous data on closely related river and sea floodplain communities. However, the population structure of springtails studied is different to that of the nematode and mesofauna.

Введение

Прибрежные местообитания включают большое количество важных территорий для сохранения природы и имеют международное значение [Degteva et al., 2015]. В пределах экотонов, протяжённых вдоль рек и ручьёв, могут формироваться особые, часто со сложной мозаичной экологической структурой, типы местообитаний, обуславливающие образование своеобразных видовых комплексов и группировок, происходящих преимущественно из смежных биотопов [Odum, 1986]. Поэтому прибрежные экосистемы сами по себе являются актуальными и перспективными объектами исследования. Почвенные беспозвоночные, будучи неотъемлемым элементом

практически всех наземных биоценозов, играют бесспорную роль в таких экосистемах, служат важным фактором в переносе вещества и энергии [Korobushkin et al., 2016]. Большинство работ о почвенных беспозвоночных прибрежных сообществ относится к морским побережьям [Byzova et al., 1986; Irmeler et al., 2002; Gruzdeva et al., 2008; Ivask et al., 2018] и поймам рек [Taskaeva, 2009; Kudrin et al., 2011; Rybalov, Kamaev, 2011; Kolesnikova et al., 2016]. Однако работ о почвенной биоте приречьевых сообществ нет, хотя они являются «горячими точками» биоразнообразия [Cantonati et al., 2020].

Сероводородные источники — это тоже одна из форм экстремальных местообитаний, правда, обнаруженных в водных экосистемах мира. Недостаток кислорода в сочетании с наличием сероводорода в воде сильно влияет на видовой состав сообществ гидробионтов в морях, сульфидных ручьях подземных пещер [Greenway et al., 2014]. Уникальными водными объектами Крайнего Севера являются многочисленные сероводородные источники комплексного заказника «Адак». Предыдущими исследованиями в этом заказнике были охвачены гидробиологический состав, диатомовые водоросли, водорослево-бактериальные маты [Biologicheskoe gaznoobrazie..., 2015], сообщества зообентоса и зоопланктона [Loskutova et al., 2020] сероводородного ручья Иска-Шор. Исследования почвенных зооценозов в прибрежных травянистых сообществах вблизи сероводородных источников ранее не проводились не только по причине уникальности таких местообитаний, но и трудностей, возникающих с определением влияния сероводорода на относительно крупные почвенные организмы, а также предположения, что в таких специфичных условиях формируются сообщества по типу бактериально-водоросле-

вых матов. Поэтому и сведений о разнообразии почвенной фауны в прибрежных травянистых сообществах, расположенных в окрестностях сероводородных источников, в литературе нет. Но на примере нивальных и гидрофильных сообществ, представленных дерниной из мха *Calliergon giganteum* и формирующихся в тундровых термокарстовых «блюдцах», и полярных пустынь, минеральные грунты которых покрыты пористыми рыхлыми корками из печёночных мхов, водорослей, цианобактерий, показано, что в этих условиях почвенные субстраты обильно заселены несколькими видами беспозвоночных с чрезвычайно высоким уровнем суммарной зоомассы [Чернов, 2008]. Эти своеобразные ценозы имитируют тип морфофункциональной структуры так называемых «матов», игравших огромную роль в эволюции первичных наземных биоценозов [Zavarzin, 2004].

Предыдущие исследования в сероводородных источниках Иска-Шор показали, что сообщества гидробионтов обеднены по составу, имеют своеобразную структуру, низкое количественное развитие и характеризуются численным доминированием хирономид и гарпактицид [Loskutova et al., 2020]. Известно также, что холодным минеральным источникам свойствен диптероидный тип сообществ макробеспозвоночных, в которых доминируют личинки хирономид, мух-зеленушек и мух-береговушек [The general resuliarities..., 2010]. Вероятно, почвенные зооценозы прибрежных травянистых сообществ рядом с выходами сульфидных вод должны быть обеднены относительно аналогичных интразональных сообществ, не испытывающих влияния сероводорода. Это соответствует основному биоценологическому закону Тинемана, формулировка которого по В.Н. Беклемишеву такова: биотопы с условиями, резко отличными от «оптимальных», населены меньшим количеством видов, которые, однако, представлены большим количеством особей [цит. по Чернов, 2008]. В предлагаемой статье проверена эта гипотеза относительно состава и населения почвенных беспозвоночных травянистых сообществ в окрестностях холодных сероводородных источников заказника «Адак» (подзона северной тайги).

Материалы и методы

На территории заказника «Адак» (рис. 1А), расположенного в подзоне крайне северной тайги, имеется группа сероводородных источников в долине ручья Иска-Шор (66°28' с.ш., 59°34' в.д.). Ручей берёт начало из болота в 6 км выше источников. От истока до сероводородных родников воды ручья прозрачные, а ниже по течению и до русла реки Уса (около 3,5 км) молочно-белого цвета. Воздух имеет сильный запах сероводорода, содержание которого в воде может варьировать от 39 до 92 мг/л [Mitjusheva, 2007; Biologicheskoe raznoobrazie..., 2015]. В местах, где сероводород выходит на поверхность, всё (по-

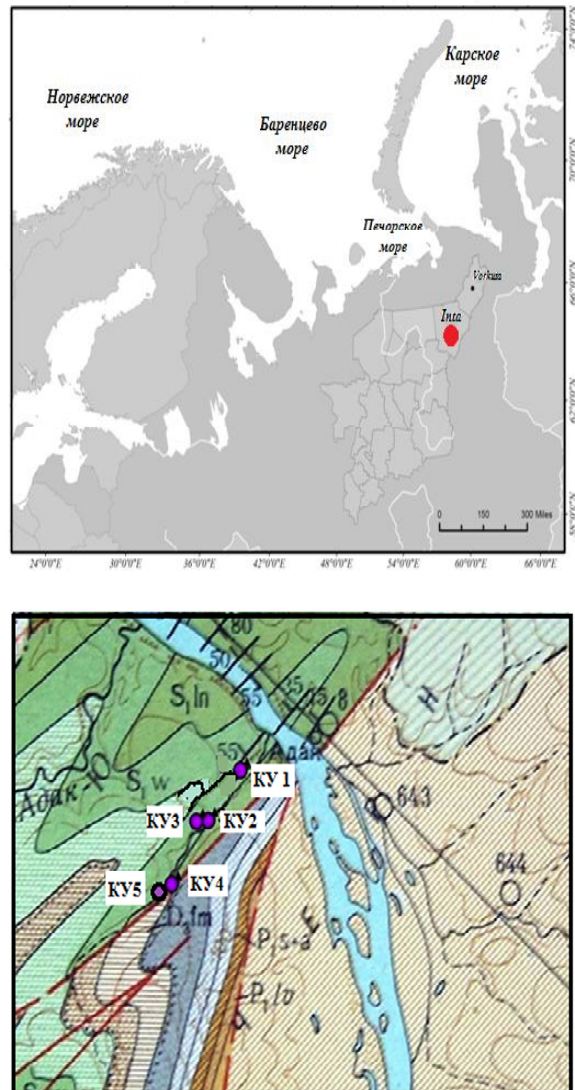


Рис. 1. Карта района исследования (А) и участков вдоль ручья Иска-Шор (Б).

Fig. 1. The location of the region (А) and sites along Iska-Shor stream (Б).

чвы, породы, мох) покрыто гелеобразной плёнкой, образованной скоплениями бактерий, водорослей, грибов и отложениями серы. Выделено пять ключевых участков (КУ) травянистых сообществ, четыре из них расположены в окрестностях выходов сероводородных вод (I–V зона разгрузки), один вне сероводородных источников (рис. 1 Б). Участок КУ1 (I–II зона разгрузки сероводородных вод) расположен в нижней заболоченной части долины ручья Иска-Шор. Неподалеку находится смешанный разнотравный лес, где отмечены ель сибирская, берёза пушистая, ива грушанколистная, из травянистых растений — таволга вязолистная, хвощ болотный и топяной, бодяк разнолистный и другие. В 2 км от р. Уса, в ущелье на расстоянии 20 м и на высоте 2–3 м над руслом ручья выделен участок КУ2 (III зона разгрузки), где обна-

ружены таволга вязолистная, хвощ болотный и топяной, дудник лекарственный, иван-чай узколистный, осока дернистая, калужница болотная, герань лесная. Участок КУ3 (IV зона разгрузки) расположен в 100 м выше по течению руч. Иска-Шор и представлен таволгой вязолистной, гравилатом речным, скердой болотной, осокой дернистой и влагалищной, чемерицей Лобеля, бодяком разнолистным, аконитом и рядом других травянистых растений. На расстоянии 3,2 км от устья ручья находится участок КУ4 (V зона разгрузки), где зарегистрированы таволга вязолистная, осока дернистая, осока влагалищная, чемерица Лобеля, вейник пурпурный, дудник лекарственный, иван-чай узколистный. Участок КУ5 (вне влияния сероводорода) был выбран в 50 м выше по течению последней зоны разгрузки (рис. 2). Для него характерно присутствие тех же видов травянистых растений, что и для различных зон разгрузки.

Образцы почвы были взяты из органического горизонта почвы на глубину 10 см в июле 2018 года. Для изучения нематод было отобрано по пять проб размером 5x5 см. Их экстракцию осуществляли при помощи модифицированного метода Бермана с экспозицией 48 ч из навески почвы массой 50 г. Фиксацию материала проводили в 4 % растворе формалина. Для выявления их таксономического состава было идентифицировано не менее 100 экземпляров из каждой пробы с использованием установленных таксономических ключей [Jairajpuri, Ahmad, 1992; Gagarin, 1993; Brzeski, 1998]. Для изучения разнообразия коллембол было взято по 8 проб размером 10x10 см с последующей экстракцией в воронках Туллгрена до полного высыхания почвы. Их идентификация проведена до уровня вида с помощью соответствующих определителей [Fjellberg, 1998, 2007; Ротаров, 2001]. Для изучения крупных беспозвоночных было использовано несколько методов. Первый метод — отбор почвенных проб. Так же, как и для исследования ногохвосток, на каждом участке было взято по восемь образцов размером 10x10 см с последующей экстракцией в лаборатории. Вторым методом также является отбор проб почвы размером 25x25 см с последующей ручной разборкой. Следует отметить, что эти пробы отбирались только в травянистых сообществах КУ1, КУ3. Третий метод, который использовался на этих участках, это установка ловушек (пластиковые стаканчики диаметром 5 см, объемом 330 мл, фиксаторы — 10 % нейтральный забуференный формалин) в линию по 10 штук с интервалом 2–3 м в течение 4–5 дней. На участках КУ2, КУ4 и КУ5, из-за их труднодоступности и ограниченного времени последние два метода не применялись. До вида идентифицированы жесткокрылых, дождевых червей, многоножек с использованием определителей [Kryzhanovskiy, 1965; Vsevolodova-Perel', 1997; Andersson et al., 2005].

Инвентаризационное, или α -разнообразие видов оценивалось путём расчёта показателей видового / родового богатства (S), индекса Шеннона (H), индекса доминирования Бергера-Паркера (d) и индекса

выравненности Пиелу (E). Ординация сообществ почвенной фауны исследуемых участков была получена методом неметрического многомерного шкалирования (NMDS) с использованием индекса Брея-Кёртиса, на основе относительного обилия их отдельных таксонов. Для оценки различий структуры сообществ между исследованными участками использовали анализ группового сходства (ANOSIM). Статистическую обработку результатов приводили с помощью программ Statistica 6.0 и PAST 3.0.

Результаты

Нематоды. Всего зарегистрировано 49 родов, наибольшее число которых выявлено в разнотравных сообществах КУ1, а наименьшее — на участке КУ4.

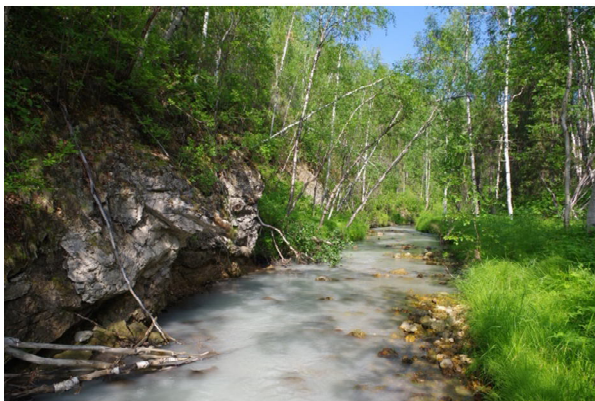
Наибольшие показатели численности отмечены на участке КУ2, в основном за счёт высокого уровня обилия паразитов растений. Во всех исследованных растительных ассоциациях доминирующие роды (4–6) составляют более 50 % от общей численности, и только один род *Filenchus* является доминантом на всех участках. Судя по значениям индекса Шеннона, самый высокий уровень инвентаризационного разнообразия комплексов нематод характерен для участков КУ1 и КУ5. Значения индексов Бергера-Паркера и Пиелу свидетельствуют об их выравненной структуре на всех участках (табл. 1).

Коллемболы. Группировки ногохвосток исследованных участков включают 46 видов и характеризуются достаточно обычным для однократных учётов уровнем видового богатства от 20 до 26 видов. Наиболее разнообразным и обильным оказалось население коллембол контрольного участка, где преобладает *Parisotoma notabilis*. В зонах разгрузки, напротив, высокого уровня обилия достигает широко распространённый в европейской части России *Folsomia quadrioculata*. Для таксоценов коллембол всех исследованных участков отмечен низкий уровень видового разнообразия, но значения индексов Бергера-Паркера и Пиелу свидетельствуют о достаточно выравненной структуре (табл. 2).

Крупные почвенные беспозвоночные. Отмечено два вида дождевых червей, по одному виду многоножек, щелкунов, долгоносиков, 17 видов стафилинид и 12 видов жуличиц. Кроме идентифицированных до вида представителей имаго крупных беспозвоночных встречены личинки ещё двух семейств из отряда Coleoptera, шести семейств из отряда Diptera, по одному семейству в отрядах Heteroptera и Homoptera. Наибольшее число видов выявлено для биотопов КУ1 и КУ3, что может быть обусловлено применением разных методов сбора на этих участках, а также для участка КУ5, где отсутствует влияние сероводородного фактора. На всех участках доминируют личинки двукрылых, значительную часть которых на сероводородных участках КУ1–КУ4 составляют Chironomidae, а на участке КУ5 — Detritophagidae, и жесткокрылых Elateridae и Cantharidae. Индексы Бер-

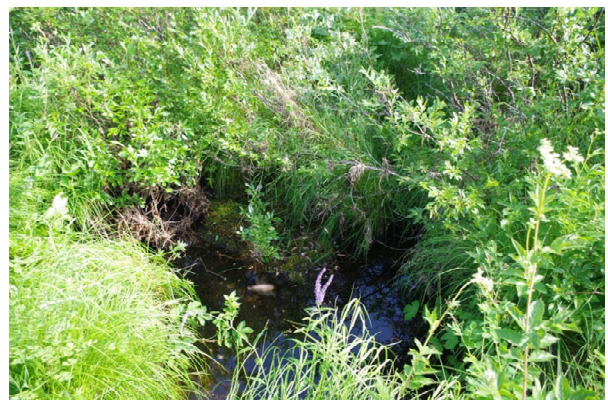


I-II зона разгрузки сероводородных вод (КУ1)
I-II zone of discharge of hydrogen sulfide waters (KY1)



III группа разгрузки (КУ2)
III zone of discharge (KY2)

IV группа разгрузки (КУ3)
IV zone of discharge (KY3)



V группа разгрузки (КУ4)
V zone of discharge (KY4)

Контроль, без сероводорода (КУ5)
Control, without sulfide (KY5)

Рис. 2. Ключевые участки, где были проведены исследования.
 Fig. 2. Key sites studied.

Таблица 1. Численность нематод (экз./100 мг) исследуемых участков ($M \pm SE$, $n = 5$)
 Table 1. Abundance of nematodes (ind./100 mg) of researched sites ($M \pm SE$, $n = 5$)

Род	КУ1	КУ2	КУ3	КУ4	КУ5
<i>Diphtherophora</i>	11 ± 7	1,8 ± 1,8	16 ± 5	–	23 ± 14
<i>Tylencholaimus</i>	26 ± 14	45 ± 21	83 ± 55	–	257 ± 104
<i>Ditylenchus</i>	14 ± 14	1,8 ± 1,8	27 ± 12	2 ± 2	–
<i>Aphelenchus</i>	–	–	3 ± 3	–	–
<i>Aphelenchoides</i>	25 ± 5	65 ± 40	182 ± 158	40 ± 4	13 ± 8
<i>Filenchus</i>	81 ± 15	1172 ± 736	119 ± 123	233 ± 57	237 ± 69
<i>Malenchus</i>	3 ± 3	1701 ± 1686	45 ± 27	69 ± 39	82 ± 28
<i>Aglenchus</i>	–	4 ± 4	3 ± 3	–	47 ± 47
<i>Tylenchus</i>	1,5 ± 1,5	–	–	–	–
<i>Lelenchus</i>	1,5 ± 1,5	–	–	–	–
<i>Cephalenchus</i>	36 ± 33	–	–	–	–
<i>Tripyla</i>	13 ± 6	–	10 ± 10	12 ± 7	10 ± 10
<i>Clarkus</i>	18 ± 16	–	–	20 ± 11	–
<i>Iotonchus</i>	–	–	64 ± 45	–	19 ± 12
<i>Mononchus</i>	–	6 ± 6	–	5 ± 5	–
<i>Miconchus</i>	–	–	–	–	9 ± 9
<i>Mylonchulus</i>	15 ± 8	22 ± 15	69 ± 37	10 ± 6	32 ± 9
<i>Dorylaimus</i>	12 ± 5	52 ± 39	5 ± 3	–	19 ± 19
<i>Mesodorylaimus</i>	–	28 ± 25	–	–	–
<i>Epidorylaimus</i>	–	–	–	–	29 ± 29
<i>Eudorylaimus</i>	26 ± 12	150 ± 74	33 ± 18	97 ± 56	362 ± 108
<i>Aporcelaimellus</i>	2 ± 2	15 ± 10	–	–	10 ± 10
<i>Metateratocephalus</i>	15 ± 10	45 ± 28	11 ± 8	34 ± 20	13 ± 8
<i>Teratocephalus</i>	4 ± 4	57 ± 38	6 ± 6	5 ± 5	61 ± 35
<i>Prodesmodora</i>	–	1,8 ± 1,8	3 ± 3	6 ± 4	–
<i>Achromadora</i>	20 ± 11	26 ± 19	–	–	–
<i>Bastiania</i>	1,7 ± 1,7	–	–	–	9 ± 9
<i>Wilsonema</i>	–	–	–	–	7 ± 7
<i>Plectus</i>	25 ± 12	905 ± 849	125 ± 62	62 ± 29	114 ± 44
<i>Panagrolaimus</i>	–	–	22 ± 19	–	7 ± 7
<i>Monhystera</i>	10 ± 6	5 ± 3	24 ± 15	15 ± 7	65 ± 20
<i>Eumonhystera</i>	16 ± 10	82 ± 79	18 ± 12	–	7 ± 7
<i>Geomonhystera</i>	1,7 ± 1,7	–	–	–	–
<i>Heterocephalobus</i>	–	–	–	–	7 ± 7
<i>Cephalobus</i>	–	–	3 ± 3	–	–
<i>Chiloplacus</i>	1,7 ± 1,7	–	2 ± 2	–	–
<i>Cervidellus</i>	–	–	44 ± 44	–	–
<i>Acrobeloides</i>	3 ± 3	46 ± 44	–	11 ± 6	–
<i>Acrobeles</i>	–	–	18 ± 14	–	–
<i>Bunonema</i>	1,2 ± 1,2	–	–	–	–
<i>Alaimus</i>	–	–	–	15 ± 7	23 ± 10
<i>Prismatolaimus</i>	3,5 ± 2,2	9 ± 6	5 ± 3	8 ± 5	–
Семейство Rhabditidae	39 ± 20	–	728 ± 545	25 ± 15	192 ± 61
<i>Tylenchorhynchus</i>	11 ± 7	–	4 ± 4	–	49 ± 22
<i>Paratylenchus</i>	16 ± 16	–	–	6 ± 6	–
<i>Heterodera</i>	10 ± 8	1,5 ± 1,5	12 ± 10	56 ± 42	26 ± 18
<i>Pratylenchoides</i>	7 ± 5	1,8 ± 1,8	6 ± 6	–	93 ± 71
<i>Gracilacus</i>	1,5 ± 1,5	–	–	–	–
<i>Hemicycliophora</i>	7 ± 4	1,5 ± 1,5	18 ± 14	–	16 ± 10
<i>Helicotylenchus</i>	30 ± 18	1,8 ± 1,8	32 ± 32	6 ± 3	240 ± 148

Таблица 1. (продолжение)
Table 1. (continuation)

Род	КУ1	КУ2	КУ3	КУ4	КУ5
Родовое богатство, S	34	26	30	20	29
Численность	545 ± 142	4586 ± 2486	1862 ± 818	787 ± 274	2139 ± 217
Индекс Шеннона, H	2,4 ± 0,1	1,5 ± 0,3	2,0 ± 0,2	1,9 ± 0,1	2,2 ± 0,1
Индекс Бергера-Паркера, d	0,2 ± 0,01	0,5 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,3 ± 0,01
Индекс Пиелоу, E	0,7 ± 0,03	0,5 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,6 ± 0,03	0,6 ± 0,03

Примечание: прочерк означает, что род отсутствует

Note: dash means that genus is absent

Таблица 2. Численность коллембол (экз./м²) исследуемых участков (M ± SE, n = 8)
Table 2. Abundance of springtails (ind./m²) in researched sites (M ± SE, n = 8)

Вид	КУ1	КУ2	КУ3	КУ4	КУ5
<i>Anurida ellipsoides</i> Stach, 1949	+	–	–	–	–
<i>Anurida papillosa</i> (Axelson, 1902)	+	+	137 ± 70	–	+
<i>Brachystomella parvula</i> (Schäffer, 1896)	–	–	–	–	+
<i>Ceratophysella denticulata</i> (Bagnall, 1941)	112 ± 55	–	175 ± 56	+	312 ± 204
<i>Desoria blekeni</i> (Leinaas, 1980)	–	–	+	–	–
<i>Desoria neglecta</i> (Schäffer, 1900)	–	+	–	–	–
<i>Desoria fennica</i> (Reuter, 1895)	–	+	–	–	+
<i>Desoria violacea</i> (Tullberg, 1876)	87 ± 75	329 ± 170	–	337 ± 297	1937 ± 982
<i>Endonura reticulata</i> (Axelson, 1905)	–	–	–	–	+
<i>Entomobrya marginata</i> (Tullberg, 1871)	+	–	–	–	–
<i>Entomobrya nivalis</i> (Linnaeus, 1758)	175 ± 98	+	+	–	–
<i>Folsomia bisetosa</i> Gisin, 1953	+	–	–	–	–
<i>Folsomia inoculata</i> Stach, 1947	–	–	+	–	+
<i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg, 1871)	1350 ± 541	4000 ± 2189	3637 ± 1651	6275 ± 1464	2100 ± 624
<i>Folsomia rossica</i> Potapov et Dunger, 2000	250 ± 168	314 ± 191	975 ± 255	325 ± 133	+
<i>Friesea truncata</i> Cassagnau, 1958	162 ± 90	529 ± 237	562 ± 312	275 ± 138	3262 ± 1017
<i>Granaturida baicalica</i> Rusek, 1991	–	–	–	–	+
<i>Isotoma viridis</i> Bourlet, 1839	175 ± 161	+	125 ± 53	–	+
<i>Isotomiella minor</i> (Schäffer, 1896)	438 ± 260	729 ± 341	–	1625 ± 666	1437 ± 755
<i>Isotomurus fucicola</i> (Schött, 1893)	–	+	–	–	–
<i>Lepidocyrtus lignorum</i> Fabricius, 1793	–	+	+	–	–
<i>Lepidocyrtus violaceus</i> (Geoffroy, 1762)	–	–	–	–	+
<i>Megalothorax minimus</i> Willem, 1900	+	371 ± 371	–	+	+
<i>Mesaphorura italica</i> (Rusek, 1971)	+	–	–	–	–
<i>Mesaphorura macrochaeta</i> Rusek, 1976	–	–	550 ± 295	375 ± 197	–
<i>Micranurida pygmaea</i> Börner, 1901	–	–	+	+	–
<i>Micraphorura absoloni</i> (Börner, 1901)	–	457 ± 247	–	+	+
<i>Neanura muscorum</i> (Templeton, 1835)	+	+	+	–	+
<i>Oligaphorura shoetti</i> (Lie Pettersen, 1896)	–	–	175 ± 135	+	+
<i>Orchesella flavescens</i> (Bourlet, 1839)	–	–	+	–	–
<i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer, 1896)	325 ± 204	200 ± 168	725 ± 254	525 ± 195	11650 ± 3653
<i>Protaphorura bicampata</i> (Gisin, 1956)	–	–	–	–	+
<i>Protaphorura boedvarssonii</i> Pomorski, 1993	700 ± 310	1629 ± 698	–	862 ± 256	312 ± 203
<i>Protaphorura subarctica</i> (Martynova, 1976)	–	–	–	+	–
<i>Protaphorura tundricola</i> (Martynova, 1976)	+	+	413 ± 153	+	+
<i>Pseudachorutes sibiricus</i> Rusek, 1991	–	–	+	+	–
<i>Pygmarhupalites principalis</i> Stach, 1945	–	+	–	–	500 ± 175
<i>Sminthurides aquaticus</i> (Bourlet, 1842)	+	357 ± 271	–	–	–
<i>Sminthurides schoetti</i> Axelson, 1903	–	–	+	–	–

Таблица 2. (продолжение)
Table 2. (continuation)

Вид	КУ1	КУ2	КУ3	КУ4	КУ5
<i>Sminthurinus aureus</i> Lubbock, 1862	+	+	–	+	
<i>Sminthurinus concolor</i> (Meinert, 1896)	–	–	–	+	–
<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer, 1898)	137 ± 124	–	–	+	412 ± 150
<i>Tetracanthella wahlgreni</i> Axelson, 1907	–	+	–	–	–
<i>Tomocerina minuta</i> (Tullberg, 1876)	+	+	+	175 ± 114	400 ± 87
<i>Willemia anophthalma</i> Börner, 1901	–	+	–	–	–
<i>Willemia denisi</i> Mills, 1932	–	–	–	–	+
Видовое богатство, S	22	24	20	20	26
Численность, тыс, экз./м ²	4,1 ± 1,6	9,5 ± 2,9	7,8 ± 2,6	11,1 ± 2,8	23,2 ± 5,5
Индекс Шеннона, H	1,4 ± 0,2	1,3 ± 0,2	1,5 ± 0,1	1,3 ± 0,1	1,6 ± 0,05
Индекс Бергера-Паркера, d	0,5 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,6 ± 0,04	0,5 ± 0,03
Индекс Пиелю, E	0,7 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,6 ± 0,1	0,5 ± 0,03	0,4 ± 0,04

Примечание: прочерк означает, что вид отсутствует, «+» — доля вида в сообществе менее 1,3 %.
Note: dash means that species is absent, «+» — share of species in the community is lower than 1.3 %.

гера-Паркера и Пиелю указывают на выравнивание сообществ мезофауны, а индексы Шеннона свидетельствуют о невысоком разнообразии крупных беспозвоночных на всех участках (табл. 3).

Ординация, проведённая методом многомерного шкалирования, продемонстрировала весьма чёткое разделение структуры сообществ коллембол в отличие от таковой нематод и крупных беспозвоночных (рис. 3).

Обсуждение

Наши исследования показали, что в разнотравных сообществах окрестностей ручья Иска-Шор родовое богатство нематод (49) и число видов коллембол (46) при однократных учётах остаётся на том же уровне, что и в экосистемах речных пойм и морских побережий. Таксономический состав мезофауны в рассмотренных сообществах несколько обеднён, но не так значительно, как видовой состав (вблизи сероводородных источников отмечено лишь 25 видов), относительно интразональных местообитаний. Результаты, полученные для пойменных луговых и лес-

Рис. 3. NMDS ординация сообществ нематод (А), коллембол (Б), крупных почвенных беспозвоночных (В). Пробы из одних и тех же фитоценозов обведены линией: окружность — КУ1, квадрат — КУ2, прозрачный треугольник — КУ3, ромб — КУ4, черный треугольник — КУ5. В таблице приведены результаты анализа ANOSIM. Жирным выделены достоверные различия структуры сообществ почвенной фауны между исследованными биотопами.

Fig. 3. NMDS ordination of communities of nematodes (A), springtails (B), large soil invertebrates (B). Samples from the same phytocenoses are outlined: dot — КУ1, fill square — КУ2, triangle — КУ3, diamond — КУ4, fill triangle — КУ5. The table shows the results of the ANOSIM analysis. Significant differences in the structure of communities of soil fauna between the studied biotopes are marked in bold.

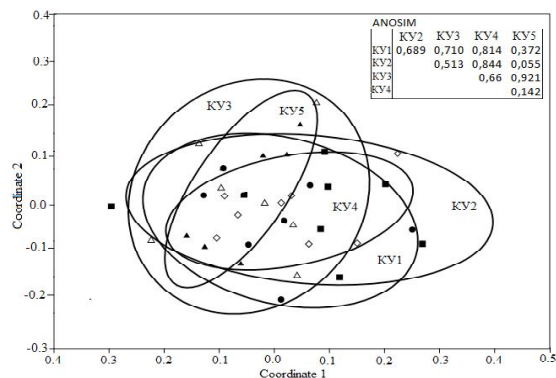
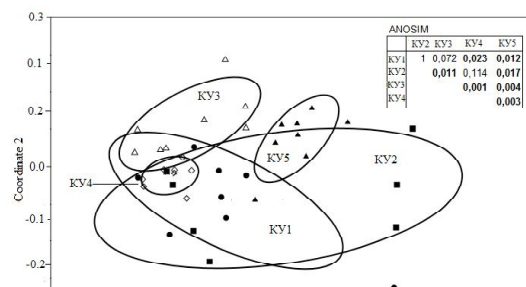
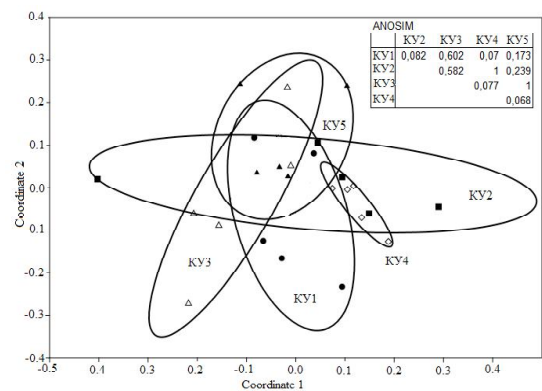


Таблица 3. Видовой состав и обилие (%) крупных почвенных беспозвоночных исследуемых участков
 Table 3. Species composition and abundance (%) of large soil invertebrates in researched sites

Семейство, вид	КУ1	КУ2	КУ3	КУ4	КУ5
Olygochaeta, Lumbricidae					
<i>Eiseniella tetraedra</i> (Savigny, 1826)	7,7	11,8	3,6	–	6,9
<i>Eisenia nordenskioldi nordenskioldi</i> (Eisen, 1879)	3,4	–	3,6	3,7	9,9
Myriapoda, Chilopoda, Lithobiidae					
<i>Lithobius curtipes</i> C.L Koch, 1847	2,4	–	3,6	3,7	2,8
Insecta, Coleoptera, Elateridae (imago, larvae)					
<i>Hypnoidus rivularis</i> (Gyllenhal, 1808)	9,9	14,7	21,2	11,1	13,3
Curculionidae (imago)					
<i>Sitona</i> sp,	1,1	–	–	–	–
Staphylinidae (imago)					
<i>Anthophagus caraboides</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	1,4
<i>Anthophagus omalinus</i> Zetterstedt, 1828	–	–	–	–	2,1
<i>Omalius rivulare</i> (Paykull, 1789)	2,4	–	–	–	–
<i>Othius lapidicola</i> Kiesenwetter, 1848	–	1,5	–	–	0,7
<i>Quedius tenellus</i> (Gravenhorst, 1806)	1,1	–	1,8	–	1,4
<i>Quedius fuliginosus</i> (Gravenhorst, 1802)	1,1	–	3,6	–	–
<i>Quedius molochinus</i> (Gravenhorst, 1806)	2,4	–	–	–	0,7
<i>Quedius yaneensis</i> J. Sahlberg, 1880	1,1	–	1,8	–	–
<i>Stenus labilis</i> Erichson, 1840	3,4	–	–	–	–
<i>Lordithon trimaculatus</i> (Paykull, 1800)	–	–	1,8	–	–
<i>Mycetoporus longulus</i> Mannerheim, 1830	1,1	–	–	–	–
<i>Tachinus elongatus</i> Gyllenhal, 1810	1,1	–	–	–	–
<i>Atheta brunneipennis</i> (Thomson, 1852)	–	–	1,8	–	–
<i>Atheta fungi</i> (Gravenhorst, 1806)	–	–	3,6	–	–
<i>Atheta graminicola</i> (Gravenhorst, 1806)	–	–	5,4	–	–
<i>Atheta aeneipennis</i> (Thomson, 1856)	1,1	1,5	1,8	–	0,7
<i>Oxypoda elongatula</i> Aubé, 1850	–	–	1,8	–	–
Carabidae (imago)					
<i>Agonum thoreyi</i> Dejean, 1828	–	–	–	–	0,7
<i>Amara brunnea</i> (Gyllenhal, 1810)	–	–	–	–	0,7
<i>Bembidion lapponicum</i> Zetterstedt, 1828	4,6	–	–	–	–
<i>Calathus micropterus</i> (Duftschmidt, 1812)	1,1	–	7,2	–	1,4
<i>Calathus melanocephalus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	2,1
<i>Cychnus caraboides</i> (Linnaeus, 1758)	1,1	–	–	–	–
<i>Clivina fossor</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	0,7
<i>Leistus terminatus</i> (Hellwig and Panzer, 1793)	–	–	–	–	0,7
<i>Notiophilus aquaticus</i> (Linnaeus, 1758)	1,1	1,5	7,2	–	–
<i>Patrobus assimilis</i> Chaudoir, 1844	–	–	–	–	1,4
<i>Pterostichus brevicornis</i> (Kirby, 1837)	1,1	–	–	–	0,7
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> (Fabricius, 1787)	–	–	–	–	0,7
Cantharidae (larvae)	15,3	24,8	–	9,3	–
Byrrhidae (imago)	1,1	–	1,8	–	–
Diptera					
Chironomidae (larvae)	21,6	16,2	15,8	46,2	13,9
Rhagionidae (larvae)	3,4	5,9	3,6	5,6	1,4
Sciaridae (larvae)	4,6	5,9	3,6	–	–
Detritophagidae (larvae)	4,6	–	3,6	11,1	30,1
Limoniidae (larvae)	–	14,7	1,8	–	2,8
Scatopsidae (larvae)	–	–	–	–	2,1
Heteroptera					
Lygiidae (imago)	–	1,5	–	–	–

Таблица 3. (продолжение)
Table 3. (continuation)

Семейство, вид	КУ1	КУ2	КУ3	КУ4	КУ5
Homoptera					
Coccidae	–	–	–	9,3	0,7
Видовое богатство, S	20	5	15	3	19
Число семейств, N	12	10	11	8	11
Индекс Шеннона, H	2,2 ± 0,2	2,0 ± 0,2	2,1 ± 0,1	1,7 ± 0,1	2,0 ± 0,2
Индекс Бергера-Паркера, d	0,2 ± 0,05	0,3 ± 0,03	0,2 ± 0,05	0,5 ± 0,04	0,3 ± 0,03
Индекс Пилоу, E	0,8 ± 0,1	0,8 ± 0,1	0,8 ± 0,1	0,8 ± 0,1	0,8 ± 0,1

ных экосистем таёжной зоны, указывают на высокое разнообразие почвенных беспозвоночных в них. Например, в пойменных лугах таёжной зоны Республики Коми зарегистрировано 55 родов нематод [Kudrin et al., 2011], 42 вида коллембол [Taskaeva, 2009], 100 видов крупных беспозвоночных, в том числе 6 — дождевых червей, 32 — жуужелиц, 51 — стафилинид, 11 видов — щелкунов [Akulova, 2005]. В пойменных лесах Севера среди нематод выявлено 53 рода, ногохвосток — 60 видов и мезофауны — 110 видов из 17 таксонов [Kolesnikova et al., 2016]. Сходные показатели таксономического разнообразия данных групп отмечены и для приморских лугов, где обнаружено 47 родов круглых червей, 40 видов коллембол, более 100 видов крупных почвенных беспозвоночных [Byzova et al., 1986; Irmmler, 2002; Gruzdeva et al., 2008; Ivask et al., 2018].

Однако значения индекса Шеннона, полученные для сообществ нематод и коллембол, указывают не только на разный уровень их разнообразия в исследованных фитоценозах (табл. 1, 2), но и на более низкие показатели индекса разнообразия по сравнению с таковыми прибрежных экосистем рек и морей [Gruzdeva et al., 2008; Taskaeva, 2009; Kudrin et al., 2011]. В то же время таксономический состав этих групп типичен для прибрежных местообитаний. Например, среди круглых червей доминирующий род *Filenchus* достигает, как правило, высокой численности и в бореальных лесах [Hanel, 1996; Kudrin et al., 2015]. Широко распространённый род *Plectus* обитает в умеренно и/или сильно заболоченных почвах и является обычным доминантом лесных и тундровых биотопов [Kudrin et al., 2019]. Среди наблюдаемых таксонов только роды *Dorylaimus*, *Trypila* и *Bastiania* можно отнести к типичным компонентам заболоченных мест обитания [Gagarin, 1992]. Каких-либо специфических видов коллембол, адаптированных к обитанию в почвах вблизи сероводородных источников, также не обнаружено. Обращает на себя внимание доминирование вида *Folsomia quadrioculata*, являющегося убиквистом в бореальной зоне [Taskaeva, 2009], а также *Parisotoma notabilis*, устойчивого к различным антропогенным воздействиям и даже предпочитающего умеренно нарушенные биотопы [Kuznetsova, Potapov, 1997]. К своеобразной черте структуры населения ногохвосток исследуемых биотопов можно отнести высокую

степень доминирования одного–двух видов (табл. 2). Аналогичная картина ранее была отмечена для приморских лугов на островах Кандалакшского заповедника [Byzova et al., 1986]. Такая особенность характерна для обеднённых комплексов, формирующихся в экстремальных условиях, но иногда отмечается и для многовидовых группировок естественных мезофитных сообществ [Kuznetsova, 2005].

Среди крупных почвенных беспозвоночных также зарегистрированы виды, населяющие аналогичные прибрежные разнотравные сообщества по всему Северу. Например, *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi* обладает очень высокой холодоустойчивостью, вследствие чего успешно проникает на север [Vsevolodova-Perel', Leirikh, 2014]. По существу, в северной полосе тайги синэкологическая роль этого полиморфного и эвритопного вида аналогична таковой всего многовидового комплекса дождевых червей европейских лесных ландшафтов [Chernov, 2008]. Эвритопный подстилочный вид *Lithobius curtipes*, являющийся доминантом в таёжных экосистемах, в северных провинциях европейской части России оказывается часто единственным регистрируемым представителем многоножек [Farsalievа, 2008]. Щелкун *Hypnoidus rivularis* в равнинной части тайги Республики Коми редок, но в западно-сибирской тайге встречается в сосняках, березняках, открытых местообитаниях [Striganova, Poryadina, 2005]. Стафилиниды, представленные наибольшим числом видов (17), характерны не только для прибрежных экосистем, но и для таёжных лесов. Семейство жуужелиц включает 12 видов, в т.ч. представителей приречных и приручьевых сообществ (*Bembidion lapponicum*, *Notiophilus aquaticus*), а также эвритопные виды, которые в северной тайге встречаются преимущественно в лесах травянистого (*Cychnus caraboides*, *Pterostichus oblongopunctatus*) и зеленомошного (*Pterostichus brevicornis*, *Calathus micropterus*) типа или населяют луговые станции (*Calathus melanocephalus*). Обращает на себя внимание тот факт, что в составе крупных беспозвоночных не отмечены водные жуки (Dytiscidae, Hydrophilidae и др.), тогда как в гидроморфных аллювиальных почвах пойменных лесов и на приморских маршах тундровой зоны представители этих групп регистрируются регулярно [Kolesnikova et al., 2016; Prokin et al., 2017].

К таким экстремальным условиям, как сероводородные источники, могут приспособиться лишь отдельные организмы, что приводит не только к уменьшению числа видов, но и упрощению структуры. Нами для комплексов нематод и крупных беспозвоночных существенного сокращения их разнообразия и численности в разнотравных сообществах разных зон разгрузки сероводородных вод по сравнению с контролем (КУ5) не обнаружено. Только на отдельных участках данные показатели были ниже или выше, чем в контроле (табл. 1, 3). Для таксоценов коллембол, напротив, отмечено достоверное снижение численности, но не разнообразия в зонах выхода сероводородных вод (табл. 2). Структура населения нематод и мезофауны в сравнении с таковой ногохвосток не отличалась на исследованных участках. Предположительно, ведущую роль в формировании их сообществ играют физико-химические свойства почвы, особенности растительного покрова, толерантность самих организмов к различным нарушениям. Полученные результаты подтверждают устойчивость нематод к воздействию всевозможных абиотических факторов: к низким и высоким температурам [Nicholas, 1984], недостатку влаги [Treonis et al., 2019], повышенной солёности и даже к токсическому действию тяжёлых металлов [Shih et al., 2019]. Коллемболы, напротив, чутко реагируют на изменения температуры и влажности почвы, непосредственно влияющие на их активность, плодовитость и смертность [Hopkin, 1997]. Для представителей мезофауны важную роль играют видовой состав, пространственное распределение растительности, характер и мощность подстилки [Berg, Bengtsson, 2007].

Заключение

Наши исследования показали, что в разнотравных приречных сообществах заказника «Адак» таксономический состав нематод и коллембол остаётся на уровне, характерном для прибрежных экосистем рек и морей. Разнообразие крупных беспозвоночных на уровне семейств снижается незначительно (отсутствуют представители водных жуков, регулярно регистрируемые в речных поймах и на приморских лугах), а видов — существенно. Семейства Lithobiidae, Elateridae, Curculionidae включают по одному виду, Lumbricidae — два вида, что может быть следствием закономерного снижения разнообразия этих таксонов к северным пределам таёжной зоны. Семейства Staphylinidae и Carabidae представлены в разы меньшим числом эвритопных и характерных для прибрежных местообитаний видов. В условиях сероводородных источников проявляется мультидоминантность (супердоминантность) почвенных беспозвоночных на уровне семейств (Chironomidae), родов (*Filenchus*, *Plectus*) и видов (*Folsomia quadrioculata*, *Parisotoma notabilis*, *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi*).

Благодарности

Авторы признательны Г.Л. Накулу за помощь при отборе проб и фото участков, а также В.А. Каневу за описание участков. Работа выполнена при финансовой поддержке программы УрО РАН «Биоразнообразие беспозвоночных в экстремальных природно-климатических условиях Субарктики (Урала и Предуралья)», № АААА-А18-118011390005 и в рамках государственного задания по теме «Распространение, систематика и пространственная организация фауны и населения наземных и водных животных таёжных и тундровых ландшафтов и экосистем европейского северо-востока России» № АААА-А17-117112850235-2.

Литература

- Akulova L.I. 2005. [The animal population (mesofauna) of soils of mid-taiga meadow ecosystems of the European northeast of Russia]. Avtoref. diss... kand. biol. nauk. Syktyvkar. 23 p. [In Russian].
- Andersson G., Meidell B.A., Scheller U., Wingvist J.-A., Osterkamp Madsen M., Djursvoll P., Budd G., Gårdenfors U. 2005. Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Mångfotingar. Myriapoda. Uppsala. 351 p.
- Berg M.P., Bengtsson J. 2007. Temporal and spatial variability in soil food web structure // *Oikos*. Vol.116. P.1789–1804.
- [Biologicheskoye raznoobrazie osobo okhranyayemykh prirodnykh territorii Respubliki Komi. 2015. Vyp. 8. Kompleksnyi landshaftnyi zakaznik «Adak»] Syktyvkar: IB KSC UrO RAN. 200 p. [In Russian].
- Brzeski M.W. 1998. Nematodes of Tylenchina in Poland and Temperate Europe. Muzeum Institut Zoologii. Polska Akademia nauk. Warszawa. 397 p.
- Byzova Yu.B., Uvarov A.V., Gubina V.G. 1986. [Soil invertebrates of belomorsky islands of Kandalaksha Reserve]. M.: Nauka. 311 p. [In Russian].
- Cantonati M., Stevens L.E., Segadelli S., Springer A.E., Goldscheider N., Celico F., Filippini M., Ogata K., Gargini A. 2020. Ecohydrogeology: The interdisciplinary convergence needed to improve the study and stewardship of springs and other groundwater-dependent habitats, biota, and ecosystems // *Ecological indicators*. 110. DOI: 10.1016/j.ecolind.2019.105803
- Chernov Yu.I. 2008. Ecology and biogeography. Featured Works. M.: KMK. 580 p. [In Russian].
- Degeteva S.V., Ponomarev V.I., Eisenman S.V., Dushenkov V. 2015. Striking the balance: Challenges and perspectives for the protected areas network in northeastern European Russia // *Ambio*. Vol.44. P.473–490.
- Farzalieva G.Sh. 2008. [Fauna and chorology of myriapods (Myriapoda) of the Urals and Cisural area]. Avtoref. diss... kand. biol. nauk. M. 24 p. [In Russian].
- Fjellberg A. 1998. The Collembola of Fennoscandia and Denmark // *Fauna entomologica Scandinavica*. Vol.35. 184 p.
- Fjellberg A. 2007. The Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part II: Entomobryomorpha and Symphypleona // *Fauna Entomologica Scandinavica*. Vol.42. Leiden: Brill. 264 p.
- Gagarin V.G. 1992. [Free-living nematodes of fresh water of USSR]. St.-Peterburg: Gidrometeoizdat. 152 p. [In Russian].
- Gagarin V.G. 1993. [Free-living nematodes of fresh waters of Russia and neighboring countries]. St.-Peterburg: Gidrometeoizdat. 352 p. [In Russian].
- Greenway R., Arias-Rodriguez L., Diaz P., Tobler M. 2014. Patterns of macroinvertebrate and fish diversity in freshwater sulphide springs // *Diversity*. Vol.6. P.597–632.
- Gruzdeva L.I., Matveeva E.M., Kovalenko T.E. 2008. [Fauna of nematodes in the march zone of the White Sea coast] //

