

УДК 595.796:591.5

## ФОРМИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ НОГОХВОСТОК (COLLEMBOLA) ПРИ ЗАСЕЛЕНИИ МУРАВЕЙНИКОВ

© 2006 г. Е. В. Слепцова, Ж. И. Резникова

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск 630091,  
Новосибирский государственный университет, Новосибирск 630090

e-mail: zhanna@reznikova.net

Поступила в редакцию 21.12.2004 г.

Исследовано формирование сообществ ногохвосток в муравейниках *Formica aquilonia*, переселенных на новые места. Выявлена зависимость становления видового состава и количественного соотношения видов ногохвосток от состояния, возраста муравейников и их гидротермического режима. По мере роста и развития гнезд муравьев численность и видовое разнообразие ногохвосток на первых этапах возрастает. Для куполов старых гнезд характерно их минимальное видовое разнообразие, наряду с высоким уровнем доминирования одного–двух видов. Экологическая пластичность, включающая устойчивость к высоким температурам и высыханию, позволяет *Lepidocyrtus violaceus* стабильно сохранять доминирующие позиции в гнездах муравьев. Виды с относительно узкими гигро- и термопреференциями быстро завоевывают ниши с благоприятными условиями, достигают в муравейниках больших численностей и так же быстро исчезают при изменении микроклимата.

Известно, что большое количество бактерий, грибов и водорослей в муравейниках привлекает множество мелких почвенных беспозвоночных, в том числе ногохвосток (Голубев, Бабьева, 1972; Стебаева и др., 1977; Захаров, 1980; Пивоварова, 1987; Pokarzhevskij, 1981). Муравьи поддерживают в купольных гнездах из растительных остатков относительно стабильные и весьма специфические микроклиматические условия (Длусский, 1967; Стебаева и др., 1977; Galle, 1973; Coenepoort-Stass et al., 1980; Horstmann, Schmid, 1986). Это в значительной мере обуславливает специфику видовой структуры населения микроарктопод, чувствительных к изменениям окружающей среды.

Ранее нами было показано, что население ногохвосток в куполах муравейников характеризуется высоким уровнем доминирования одного или двух видов и, соответственно, низкими показателями видового разнообразия и слабой выравненностью видовой структуры. Оказалось, что население ногохвосток в гнездах *Formica s. str.* не специфично для муравьев-хозяев, а формируется из фоновых обитателей подстилки и почвы. При этом состав и численное соотношение доминирующих видов существенно варьируют в разных, даже близко расположенных муравейниках (Резникова, Слепцова, 2003). Подобная мозаичность населения коллембол в принципе характерна для "островных" местообитаний (Чернова, Кузнецова, 1990). Это было, в частности, показано на примере арктических кочек (Hertzberg et al., 2000) и изолированных участков урбаноземов под одиночными деревьями (Кузнецова, 2002). До сих пор неясно, от каких факторов зависит преобладание

того или иного вида в локальных сообществах. Теоретические высказывания о том, что случайные вариации в заселении пятен усиливаются детерминистскими взаимодействиями между видами и это приводит к различию в траектории их развития (Wilson, 1992), не было подкреплено экспериментальными исследованиями заселения пятнистых местообитаний микроарктоподами.

Между тем, вполне вероятно, что при освоении столь привлекательных "пятен" среди как муравейники, межвидовые отношения микроарктопод на начальных этапах могут быть весьма драматичны. Возникает вопрос о конкретных преимуществах, которые дают возможность будущим доминантам завоевать эти специфичные "островные структуры". Купольные муравейники могут рассматриваться как естественные мезокосмы, которыми можно манипулировать для исследования характеристик сообществ педобионтов, помещаемых в разные условия. В данной работе, с помощью множественного переселения гнезд *Formica aquilonia*, мы проследили начальные этапы формирования населения ногохвосток в куполах муравейников и выявили факторы, предположительно влияющие на становление доминирования.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

#### Переселение гнезд *Formica aquilonia* Yarr. на новый участок

В лесопарковой зоне новосибирского Академгородка на изолированном участке леса площа-

дью 18 га внутри городской застройки располагается комплекс *F. aquilonia*, насчитывавший более 100 гнезд. В начале июня 2000 г., в связи с постройкой здания на территории этих гнезд, Н.М. Бугровой и соавторами был проведен эксперимент по переселению муравейников (Бугрова и др., 2005, Слепцова и др., 2005). На новые участки перенесли 24 гнезда с диаметрами оснований от 1 до 3 м. Наземные части муравейников помещали в мешки и на тележках перемещали на новый участок, где их высыпали на специально подготовленные куски древесины. Спустя несколько дней собирали оставшихся муравьев на месте переселенных гнезд и также переносили их на новое место. Среднее расстояние между соседними переселенными гнездами составило 3 м. Спустя 30–35 дней диаметр их основания в среднем равнялся 65 см, высота – 15 см, начали формироваться земляные валы. Около половины переселенных гнезд дали по 2–3 отводка, диаметр основания отводков в среднем составлял 40 см, высота 20 см. В 2002 г. средний диаметр основания куполов исследованных переселенных гнезд достигал 160 см, высота – 50 см, диаметр отводков 90 см, высота 30 см.

#### Описание исследованных участков

Для переселения гнезд *F. aquilonia* были подобраны сходные по лесорастительным условиям участки бересово-соснового разнотравного леса (с полнотой 0.3–0.5). На старом участке (№ 1) подлесок представлен черемухой обыкновенной и осиной, лесное разнотравье (высотой 30–100 см) составляли сныть обыкновенная, ежа сборная, мятылка лесной, чина Гмеллина, хвоц зимующий, купена лекарственная; проективное покрытие – 70%. На новом участке (№ 2), куда были переселены муравейники, в подлеске встречались черемуха обыкновенная и ель сибирская, в нижнем ярусе (высотой 50–150 см) преобладали орляк обыкновенный, хвоц зимующий, сныть обыкновенная, борщевик рассеченный, ежа сборная, мятылка лесной; проективное покрытие – 80–90%. Освещенность муравейников на обоих участках сходная (7–15% в конце июня). Участок № 2 менее подвержен антропогенной нагрузке, чем участок № 1, так как расположен дальше от жилых зданий.

#### Характеристика гнезд *F. aquilonia*

Северный лесной муравей широко распространен в лесах Сибири и, как правило, образует большие колонии (Длусский, 1967). Муравьи обитают в сосняках и освещенных участках лиственничников. Вид более холодолюбив, чем другие виды группы рыжих лесных муравьев (*F. polyctena* и *F. rufa*), и в одних и тех же с ними районах встречается в более тенистых и влажных лесах.

Для гнезд всех видов рыжих лесных муравьев характерно наличие глубокого кратера, окаймленного кольцевым земляным валом. Наружный конус состоит, в основном, из мелких веточек, хвои, сережек берез, листьев, стеблей трав и других строительных элементов. Изменяя форму верхней части купола, муравьи регулируют температурный режим гнезда (Дмитриенко, Петренко, 1976).

#### Исследование населения ногохвосток в муравейниках

В конце мая 2000 г. были взяты пробы из 8 гнезд *F. aquilonia*, расположенных на старой территории. В начале июля, через месяц после переселения муравейников на новый участок, были взяты пробы из 4-х переселенных гнезд и 4-х принадлежащих им отводков для наблюдения за началом формирования населения ногохвосток в муравейниках на новой территории. Для сравнения были также исследованы 4 гнезда в незатронутой строительством части исходной колонии. В 2002 г. в конце мая и в конце июня были исследованы 2 гнезда из числа прижившихся на новой территории, 2 увеличившихся отводка этих гнезд и 2 гнезда, оставшихся на прежнем месте. Исследования в 2000 и 2002 гг. проводили на одних и тех же муравейниках. Кроме того, в мае 2002 г. были взяты пробы из 2 переселенных, но покинутых муравьями гнезд, для того чтобы выяснить степень привлекательности куполов для коллембол. В пробах определяли возрастную структуру сообществ ногохвосток путем подсчета ювенильных особей, которые отличались размерами и пропорциями от взрослых особей тех же видов.

Пробы брали объемом 1/8 л и высотой 5 см из центральной части куполов муравейников (по 2 пробы). Контрольные пробы в десятикратной повторности брали из почвы и подстилки в радиусе до 10 м от муравейника. В местах взятия проб измеряли температуру субстрата. Для выгонки микроарктропод использовали стандартные эклекторы. Разбор проб, извлечение и подсчет коллембол проводили вручную под бинокуляром. Для определения видовой принадлежности коллембол заливали в жидкость Фора, приготовленную по стандартной методике.

#### Обработка результатов

При анализе структуры доминирования видов использована шкала, предложенная Энгельманном (Engelmann, 1978), согласно которой эудоминанты составляют 40–100% от общей численности, доминанты – 12.5–39.9%, субдоминанты – 4.0–12.4%, рецеденты – 1.3–3.9% и субрецеденты – менее 1.3%. Рассчитаны индексы видового разнообразия (Шеннона,  $H = -\sum [(N_i/N)\log_2(N_i/N)]$ ) и

**Таблица 1.** Качественные характеристики населения ногохвосток в гнездах *Formica aquilonia* и в контроле

Показатель	Непереселенные	Переселенные	Отводки	Покинутые	Контроль 1	Контроль 2
Май, 2000 г.						
Численность, экз/125 см <sup>3</sup>	4.5–100.6				4.5	14.6
Число видов	3–8				24	20
Индекс Шеннона – <i>H</i>	1.3 ± 0.41				4	3.3
Выравненность – <i>H/H<sub>max</sub></i>	0.65 ± 0.18				0.88	0.76
Июль, 2000 г.						
Численность, экз/125 см <sup>3</sup>	1.3–516.8	1.3–18.3	0–1		14.5	27.1
Число видов	2–3	1–9	0–2		19	25
Индекс Шеннона – <i>H</i>	0.09 ± 0.06	1.29 ± 0.91	–		2.8	3.24
Выравненность – <i>H/H<sub>max</sub></i>	0.05 ± 0.04	0.6 ± 0.42	–		0.66	0.7
Май, 2002 г.						
Численность, экз/125 см <sup>3</sup>	99.5–421	95–166	66–96	45.5–60	18.5	24.4
Число видов	5–6	9–12	4–6	7–10	18	20
Индекс Шеннона – <i>H</i>	1.49 ± 0.23	2.15 ± 0.08	1.3 ± 0.42	1.91 ± 0.33	3.3	3.64
Выравненность – <i>H/H<sub>max</sub></i>	0.61 ± 0.14	0.63 ± 0.04	0.59 ± 0.28	0.62 ± 0.03	0.75	0.93
Июнь, 2002 г.						
Численность, экз/125 см <sup>3</sup>	42–618	579.5–839.5	856–1979		65.1	81.7
Число видов	3–4	9–17	6–13		24	23
Индекс Шеннона – <i>H</i>	0.28 ± 0.02	1.82 ± 0.62	0.76 ± 0.55		2.44	3.38
Выравненность – <i>H/H<sub>max</sub></i>	0.15 ± 0.01	0.5 ± 0.08	0.23 ± 0.12		0.53	0.75

Примечание. Контроль 1 – контроль на участке, первоначально заселенном *Formica aquilonia*; контроль 2 – на участке, куда был переселен мирмекокомплекс. Численность и число видов – мин. – макс. В таблице приведена численность ногохвосток в пробе (объемом 125 см<sup>3</sup>), тогда как в тексте она пересчитана на кв. м. в слое толщиной 5 см.

выравненности обилий видов (на основе индекса Шеннона  $H/H_{\max} = H/\log_2 S$ ), где *S* – число видов, *N* – численность (Чернов, 1975; Magurran, 1988).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Характеристика фонового населения ногохвосток в исследованных местообитаниях *F. aquilonia*

В 2000 г. численность фонового населения ногохвосток на территории, где первоначально находилась колония *F. aquilonia*, была довольно низкой: 1792 экз. в пересчете на 1 м<sup>2</sup> в слое 0–5 см – в конце мая, 5804 экз/м<sup>2</sup> – в начале июля. На участке № 1 весной доминировали *Protaphorura* sp. 1 (33%) и *Parisotoma notabilis* (19%), летом – *P. notabilis* (30%) и *Desoria* sp. (36%). Всего в 2000 г. на обоих исследованных участках найдено по 29 видов ногохвосток. Однако численность коллемболов в почве и подстилке на новом участке была выше, чем на старом. На момент переселения муравейников она составляла 5812 экз/м<sup>2</sup>, летом возросла до 10796 экз/м<sup>2</sup>. В мае на участке № 2 доминировали *Protaphorura* sp. 1 (17%) и *Desoria* sp. (30%), к

середине лета также доминировал *Desoria* sp. (17%), возросла доля *P. notabilis* (14%), *Lepidocyrtus violaceus* (17%) и *Tomocerus minutus* (24%). В 2002 г. численность фонового населения коллембол возросла по сравнению с 2000 г. (табл. 1). Видовой состав изменился незначительно, но на старом участке увеличилась доля *P. notabilis* (до 58.5%), на новом – *Isotomiella minor* (до 23.7%) и *T. minutus* (до 20.4%).

### Начальные стадии формирования населения ногохвосток в переселенных муравейниках

В конце мая 2000 г. в куполах восьми еще не переселенных гнезд *F. aquilonia* было обнаружено 15 видов ногохвосток (по 3–8 видов в каждом куполе). Численность существенно варьировала (от 1800 до 42520 экз/м<sup>2</sup>), однако везде присутствовал в качестве доминанта или эудоминанта один и тот же вид – *L. violaceus*, представляющий собой верхнеподстилочную жизненную форму (от 28 до 83% от общей численности). Кроме него в разных гнездах доминантами были верхнеподстилочные *Entomobryoides myrmecophilus* (в 3-х гнездах), *Shoetella uninguiculata* (в 1-м гнезде), а также

*Desoria* sp. n. (в 1-м гнезде), *Willowsia buski* (в 1-м гнезде); нижнеподстилочная жизненная форма представлена доминантом *P. notabilis* (в 2-х гнездах), и верхнепочвенная – *Protaphorura* sp. 1 (в 1-м гнезде). Индекс видового разнообразия Шеннона составлял в среднем  $1.3 \pm 0.41$ , показатель выровненности обилий видов –  $0.65 \pm 0.18$ .

После переселения на новую территорию муравьи начали восстанавливать муравейники, строить новые гнезда (отводки). Через месяц после переселения, в начале июля, в куполах трех переселенных муравейников обнаружены лишь единичные особи подстилочных *L. violaceus*, *E. myrmecophilus*, *P. notabilis*, *Drepanura quadrilineata* и *W. buski*. В наиболее населенном ногохвостками куполе (7320 экз/м<sup>2</sup>, 9 видов) найдены также эуэдафические виды, по численности преобладал верхнеподстилочный *L. violaceus* (56.3%), который присутствовал во всех четырех гнездах. В начавших образовываться отводках переселенных муравейников (до 50 см в диаметре) ногохвостки либо отсутствовали, либо встречались лишь единичные особи верхнеподстилочных видов *L. violaceus*, *W. buski*, *E. myrmecophilus* и нижнеподстилочного вида *Pseudosinella cf. octopunctata*.

В куполах трех муравейников, оставшихся на прежнем месте, напротив, к середине лета численность ногохвосток стала более высокой (53040–206720 экз/м<sup>2</sup>), по сравнению с весенним населением. В куполе одного из гнезд встречались лишь единичные особи *L. violaceus* и *E. myrmecophilus*. Индекс видового разнообразия и выровненность обилий видов ногохвосток значительно снизились по сравнению с весенними показателями ( $0.09 \pm 0.06$  и  $0.05 \pm 0.04$ , соответственно) из-за резкого увеличения доли *L. violaceus* (до 96–99% от общей численности). Всего в 4 контрольных гнездах найдено 6 видов ногохвосток (по 2–3 вида в каждом куполе). Эти данные соответствуют результатам, полученным нами ранее, согласно которым в куполах гнезд рыжих лесных муравьев летом снижается видовое разнообразие ногохвосток за счет увеличения численности подстилочных и исчезновения почвенных и подстилочно-почвенных форм (Резникова, Слепцова, 2003).

#### Вариабельность населения ногохвосток в гнездах *F. aquilonia*

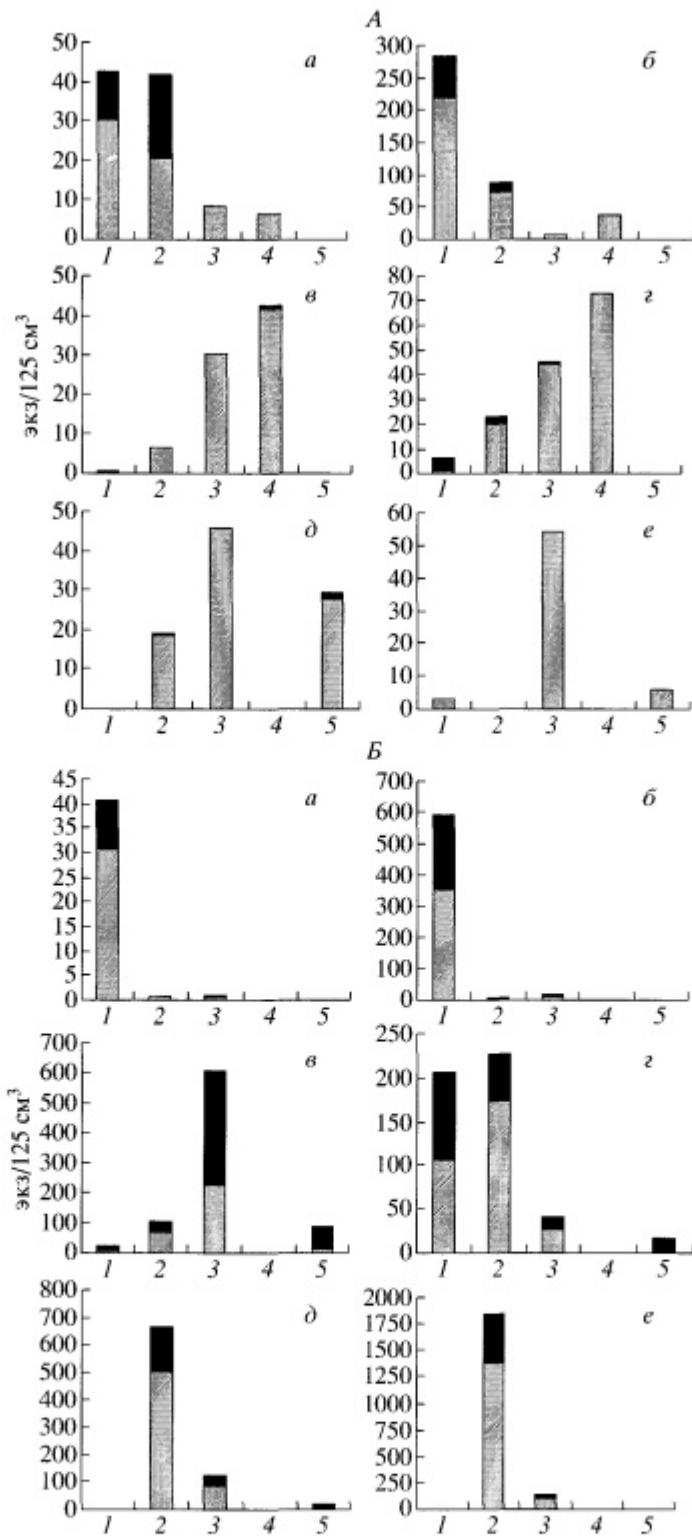
Через два года после переселения, купола и валы переселенных муравейников сформировались, отводки увеличились в размере (до 90 см в диаметре), у них образовались почвенные валы. Численность и видовое разнообразие ногохвосток в этих гнездах значительно возросли по сравнению с 2000 г. (см. табл. 1). В куполах всех гнезд, расположенных на новой территории, одним из доминантов был *L. violaceus*. Однако доля этого вида (32.1 и 27.1%) в переселенных муравейниках

оказалась меньше, чем доля *Pseudosinella cf. octopunctata*, который являлся эудоминантом в этих гнездах (44.7 и 44%). В отводках следующим по численности видом после *L. violaceus* (47.9 и 82.6%) был *E. myrmecophilus* (30.7 и 8.3%), в одном из гнезд доминировал также *P. notabilis* (19.8%).

В куполах двух непереселенных гнезд спектр доминирующих видов существенно изменился по сравнению с 2000 г. Доля *L. violaceus* составляла лишь 8.5 и 1.8% от общей численности ногохвосток, в обоих исследованных гнездах преобладали *Friesea claviseta* (42.7 и 67.5%) и *P. notabilis* (41.7 и 21.1%). При подсчете ювенильных особей оказалось, что эти два вида уже начали активно размножаться, в меньшей степени – в переселенных муравейниках (рисунок, 1A).

В июне 2002 г. во всех исследованных гнездах, расположенных на участке № 2, численность ногохвосток в куполах существенно возросла по сравнению с весенними показателями: в переселенных гнездах в 5–6 раз, в отводках в 13–20 раз (см. табл. 1). Структура доминирования видов в гнездах, расположенных на новой территории, изменилась. *Pseudosinella cf. octopunctata*, доминировавший в куполах переселенных гнезд весной, в июне полностью отсутствовал. В куполе одного из переселенных муравейников значительно увеличилась численность *L. violaceus* (до 72%), при этом доля ювенильных особей этого вида составляла 62% от его численности (рисунок, 1Б). В куполе второго переселенного муравейника доминировали *P. notabilis* (38%) и *F. claviseta* (35%), популяции которых на 48 и 23%, соответственно, состояли из молодых особей. Численность *L. violaceus* в этом гнезде выросла незначительно, его доля составляла всего 6.8%. В куполах обоих отводков резко возросло участие *P. notabilis* (до 77 и 93% от общей численности). Доля ювенильных особей у этого вида была значительно выше, чем у *L. violaceus*. Доля последнего вида в куполах отводков составляла, соответственно, лишь 14.7 и 6.5% от суммарной численности.

В куполах муравейников, расположенных на старой территории, обнаружено всего 4 вида ногохвосток. Показатели индекса Шеннона и выровненности обилий видов в куполах непереселенных муравейников были гораздо ниже, чем в куполах переселенных гнезд и отводков. В одном из куполов численность ногохвосток возросла незначительно – в 1.5 раза, во втором гнезде, напротив, снизилась в 2 раза (см. табл. 1). Доля *F. claviseta* возросла в обоих гнездах, составив 95 и 96% от суммарного обилия ногохвосток, у остальных видов она резко сократилась. Так же, как и в мае, присутствовало большое количество ювенильных особей *F. claviseta* (рисунок, 1Б).



Численность взрослых и ювенильных особей доминирующих видов ногохвосток в гнездах *Formica aquilonia* в конце мая (A) и в начале июля (B) 2002 г. (a, б – непереселенные гнезда; в, г – переселенные гнезда; д, е – отводки): 1 – *Friesea claviseta*, 2 – *Parisotoma notabilis*, 3 – *Lepidocyrtus violaceus*, 4 – *Pseudosinella cf. octopunctata*, 5 – *Entomobryoides myrmecophilus* (затемненная часть столбиков соответствует доле ювенильных особей). В рисунке отражена численность ногохвосток в пробе (объемом 125 см<sup>3</sup>), тогда как в тексте она пересчитана на 1 кв. м в слое толщиной 5 см.

### Население ногохвосток в покинутых гнездах муравьев

В 2002 г. часть переселенных муравейников оказалась покинутой муравьями, и бывшие гнезда представляли собой бесформенные кучи из растительных остатков. Температура в них не превышала +10°C, тогда как купола, поддерживающие муравьев, нагревались до 24.5–31°C. В мае в двух исследованных покинутых гнездах численность ногохвосток была ниже, чем в обитаемых, но выше, чем в контроле (см. табл. 1). Однако число особей *L. violaceus* в покинутых муравейниках была примерно такой же, как и в обитаемых гнездах. Этот вид достигал уровня эндоминанта, составляя 67.5 и 54.9% от общей численности ногохвосток, населявших остатки покинутых гнезд. Это свидетельствует о пластичности вида, в частности, его толерантности к изменениям температурного режима. Стоит отметить присутствие, и даже относительно высокую долю, в куполах покинутых муравейников видов ногохвосток, редко встречающихся в обитаемых гнездах, но обычных для почвы окружающего леса: верхнеподстильного *Desoria* sp. n. (16.5% в одном из куполов), нижнеподстильного *T. minutus* (8.3%), подстильно-почвенного *Neanura muscorum* (9.2%) и верхнепочвенного *Supraphorura furcifera* (8.8%).

### ОБСУЖДЕНИЕ

Использование "мезокосмов" для изучения биологических процессов в почве в естественных условиях было предложено Одумом (Odum, 1984), так как процессы, наблюдаемые в микрокосмах в лабораторных условиях, могут не соответствовать реальным, происходящим в природе (Kamplicher et al., 1995; Laakso et al., 1995). Гнезда муравьев с их обособленным регулируемым микроклиматом и четко выраженным границами можно использовать как вариант "естественных мезокосмов", т.е. как объекты для проведения экспериментов и исследования межвидовых взаимодействий.

Известно, что купола муравейников, состоящих из растительных остатков, населяют, в основном, подстильные виды коллембол (Wisniewski, 1967; Стебаева, Гришина, 1983). Для муравейников оказалось характерным относительно низкое видовое разнообразие населявших их ногохвосток наряду с узким кругом сменяющих друг друга доминантов. Это можно объяснить спецификой микроклимата внутри куполов. Благодаря форме гнезд, которую поддерживают муравьи, метаболической активности бактерий и самих муравьев, купола способны прогреваться до +35°C и выше, при этом влажность может изменяться от 30 до 100% (Дмитриенко, Петренко, 1976; Coenep-Stass et al., 1980; Horstmann, Schmid, 1986; Frouz, 1996, 2000). Температура в исследованных муравейниках достигала +31°C, тогда как в контроле она не поднималась выше +21°C. Такие микроклимати-

ческие условия обуславливают преобладание в куполах либо термо- и ксерорезистентных видов ногохвосток, либо наиболее пластичных, способных быстро заселять подходящие ниши и размножаться в них. Мы попытались проанализировать жизненные стратегии видов коллембол, преобладающих в куполах муравейников, проследив динамику их численности.

Наиболее многочисленными (превышавшими 40% от суммарного количества ногохвосток) и часто встречающимися в куполах исследованных нами муравейников видами были верхнеподстильные *L. violaceus*, *E. myrmecophilus*, *F. claviseta* и нижнеподстильные *P. notabilis* и *Pseudosinella cf. octopunctata* (табл. 2). Виды *L. violaceus* и *P. notabilis* часто обнаруживаются и в подстилке окружающих биоценозов, но в значительно меньших количествах, чем в муравейниках. Найденный в муравейниках *E. myrmecophilus* в подстилке леса был редок. Однако этот вид зарегистрирован не во всех муравейниках, и численность его была не столь высока как у остальных видов.

Наиболее стабильно многочисленным в куполах муравейников был *L. violaceus*, тогда как остальные виды обильны лишь в определенное время. Этот вид одним из первых начинает завоевывать формирующиеся гнезда муравьев и не покидает их, когда они перестают функционировать, по крайней мере, в первые годы. Кроме того, можно предположить, что *L. violaceus* наиболее толерантен к нарушению целостности муравейников. По-видимому, в куполах муравейников он находит обилие пищи в виде разлагающегося опада. По данным Березиной (1999), у представителей *Lepidocurtus* в кишечнике найдены мертвые ткани высших растений.

Вне муравейников, несомненно, встречаются другие пластичные и более ксерорезистентные виды, а также те, для которых привлекательно обилие пищи в муравейниках (разлагающийся опад, микрофауна). Но, вероятно, сочетание условий и ресурсов в гнездах муравьев наиболее благоприятно для *L. violaceus*.

Специфическая структура доминирования и мозаичность населения в куполах муравейников дают основание предположить существование сложных межвидовых взаимоотношений ногохвосток. Так, анализ динамики населения ногохвосток во всех исследованных гнездах *F. aquilonia* в 2002 г. показал, что при резком увеличении численности *Friesea claviseta* в течение месяца количество особей *L. violaceus* практически не менялось. В куполе же одного из гнезд, в котором доля *Friesea claviseta* была небольшой, численность *L. violaceus* значительно возросла за счет появления большого количества ювенильных особей (рисунок). Особенностью видов рода *Friesea* является режуще-сосущий тип ротового аппарата (Стриганова, 1980). В отличие от большинства видов ногохвосток – неспециализированных по-

Таблица 2. Видовой состав ногохвосток в куполах гнезд *Formica aquilonia* и в контроле

Виды и жизненные формы	2000 г.				2002 г.				контроль
	непереселенные	переселенные	отводки	контроль	непереселенные	переселенные	отводки	покинутые	
<b>Верхнеподстилочные</b>									
<i>Shoetella shunqiuiculata</i> (Tullb.)	доминант					субдомин.			
<i>Hypogastrura</i> sp.				+					+
<i>Ceratophysella</i> sp.	субдомин.								
<i>Friesea claviseta</i> Axels.	+	доминант		+	зудомин.	доминант	субдомин.	+	+
<i>F. mirabilis</i> (Tullb.)									+
<i>Isotoma viridis</i> Bourl.	+	+		субдомин.		+	+		+
<i>Desoria</i> sp.	доминант	+		доминант		+	+	доминант	+
<i>Proisotoma minuta</i> Tullb.						+			
<i>Vertagopus</i> sp. п. Potapov						+			
<i>Lepidocyrtus violaceus</i> (Geoffr.)	зудомин.	зудомин.	зудомин.	доминант	субдомин.	зудомин.	зудомин.	зудомин.	субдомин.
<i>Willowsia buski</i> (Lubb.)	доминант	зудомин.	зудомин.	+		субдомин.			+
<i>Entomobrya obensis</i> Linn.		субдомин.		+		+		+	
<i>E. lanuginosa</i> (Nic.)				+				+	
<i>Entomobryoides myrmecophilus</i> Reut.	зудомин.	субдомин.	зудомин.	+	+	субдомин.	доминант		+
<i>Drepanura quadrilineata</i> Steb.		субдомин.		+					+
<i>Sminthurinus niger</i> (Lubb.)	+			+					+
<i>Sminthurinus</i> sp.				+					+
<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausb.)				+					+
<i>Deuterostinthus pallipes</i> Börn. f. <i>repanda</i>				+					+
<b>Нижнеподстилочные</b>									
<i>Anurida</i> sp.						+	+		+
<i>Parisotoma notabilis</i> Schäff.	зудомин.	субдомин.		доминант	зудомин.	зудомин.	субдомин.	зудомин.	
<i>Proisotoma minima</i> (Absol.)									+
<i>Pseudosinella</i> cf. <i>ostorhynchata</i> Börn.		субдомин.	зудомин.	+		зудомин.		субдомин.	
<i>Tomocerus minutus</i> Tullb.				доминант		субдомин.	+	субдомин.	доминант
<i>T. sibiricus</i> Reut.				+		+	+		субдомин.
<b>Подстильно-почвенные</b>									
<i>Neanura muscorum</i> (Templ.)			+	+	+			субдомин.	+
<i>Micranurida pygmaea</i> Börn.						+			+

Таблица 2. Окончание

Виды и жизненные формы	2000 г.				2002 г.			
	непереселенные	переселенные	отводки	контроль	непереселенные	переселенные	отводки	покинутые
<i>Folsomia rossica</i> Potapov & Dunger								+
<i>F. quadrioculata</i> (Tullb.)				+				
<i>Pseudosinella alba</i> (Pack.)	+			субдомин.				
<i>P. sexoculata</i> Schölt	+			+				
<i>Arrhopalites principalis</i> Stach				+				+
<i>Arrhopalites</i> sp.				+				
<b>Верхнепочвенные</b>								
<i>Protaphorura cf. octopunctata</i> (Tullb.)	доминант	+		зудомин.	+	+	+	+
<i>Protaphorura</i> sp. 2				+			+	
<i>Protaphorura</i> sp. 3				доминант				
<i>Protaphorura</i> sp. 4				субдомин.	+			
<i>Granularia baicalica</i> Rusek				+		+		+
<i>Onychiurus</i> s. str. sp.				доминант	+	+		субдомин.
<i>Supraphorura furcifera</i> (Börn.)				+		+		субдомин.
<i>Metaphorura affinis</i> (Börn.)				+		+		субдомин.
<i>Isotomiella minor</i> (Schäff.)	+			субдомин.	+			доминант
<i>Folsomia fimetaria</i> L.				+		+		
<i>F. inoculata</i> Stach				субдомин.	+			
<b>Глубокопочвенные</b>								
<i>Willemia intermedia</i> Mills				+				+
<i>W. anophthalma</i> Börn.								+
<i>Tantulonychiurus</i> sp.								+
<i>Mesaphorura macrochaeta</i> Rusek		субдомин.		субдомин.	+	+	+	субдомин.
<i>M. krausbaueri</i> Börn.	субдомин.			субдомин.				+
<i>M. hylophila</i> Rusek				+		+		+
<i>M. critica</i> Ellis				+				+
<i>Megalothorax minimus</i> Will.								+
Всего видов	15	12	4	39	7	24	15	12
								34

Примечание: зудоминант – ≥40% от общей численности, доминант – ≥12.5%, субдоминант – ≥4%, “+” – прецеденты и субрецеденты, т.е. не более 3.9% от общей численности (Engelmann, 1978). В одном столбце, и для муравейников, и для контролей, объединены данные разных участков.

требителей опада, бактерий и грибов – *Friesea* spp. пытаются пищей животного происхождения: мелкими беспозвоночными, в том числе коллемболами, и яйцами насекомых (Singh, 1969). С известной долей осторожности можно предположить, что отсутствие прироста численности *L. violaceus* в других гнездах связано с большим количеством *F. claviseta*, поедающими яйца и молодь этого вида. Предположение, однако, нуждается в экспериментальной проверке.

В целом, можно выделить два типа жизненных стратегий ногохвосток, заселяющих муравейники. Первая продемонстрирована верхнеподстилочным *L. violaceus*, который становится одним из первых и постоянных обитателей гнезд муравьев за счет своей высокой экологической пластичности. Этот вид сохраняет относительно высокую численность и после того, как муравьи покидают гнезда и перестают поддерживать в куполах постоянный микроклимат. Вторую стратегию используют виды с относительно узкими гигро- и термопреференциями, способные быстро завоевывать возникшие благоприятные ниши, достигающие больших численностей и также быстро исчезающие при изменении микроклимата.

Эти стратегии соотносятся с эколого-ценотическим стратегиями, принятыми в концепциях Раменского-Грайма и Мак-Артура-Уилсона (Mac-Arthur, Wilson, 1967; Раменский, 1971). Первая соответствует пациентам, или видам L-отбора, характеризующимся не энергией жизнеспособности и роста, а своей выносливостью к крайне суровым условиям, постоянным или времененным; вторая – эксплерентам, или видам г-отбора, имеющим низкую конкурентную мощность, но зато способным очень быстро захватывать освобождающиеся территории, заполняя промежутки между более сильными конкурентами. Хищный *F. claviseta*, возможно, относится к виолентам, или видам С-отбора, которые захватывают территорию и удерживают ее за собой, подавляя и заглушая соперников энергией жизнедеятельности и полнотой использования среды (Раменский, 1971).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование формирования сообществ ногохвосток в переселенных гнездах *F. aquilonia* показало, что на начальных этапах строительства муравейники заселяют наиболее ксерорезистентные и подвижные подстилочные виды. По мере роста и развития гнезда численность и разнообразие ногохвосток возрастает. В крупных, давно функционирующих гнездах, где в куполах устанавливается относительно постоянная влажность, численность коллембол может значительно превышать таковую в окружающей почве и подстилке.

В куполах гнезд рыжих лесных муравьев формируются достаточно специфические сообщества ногохвосток, отличающиеся от исходного зональ-

ного сообщества. Для них характерны относительно низкое видовое разнообразие, наряду с высоким уровнем доминирования одного-двух подстилочных видов. При этом численность и состав доминирующих видов может резко меняться как по годам, так и в течение сезона за счет быстрого размножения того или иного из них. Можно полагать, что средообразующая деятельность муравьев существенно влияет на структуру сообществ ногохвосток, населяющих их гнезда. Специфика населения ногохвосток в муравейниках сохраняется даже в покидаемых муравьями гнездах, по крайней мере, в течение двух лет.

При освоении муравейников ногохвостки используют разные жизненные стратегии: наиболее приспособленные к условиям в куполах муравейников (например, *L. violaceus*) стабильно сохраняют высокую численность; виды с относительно узкими гигро- и термопреференциями, способные быстро завоевывать возникшие ниши с подходящими условиями, достигают больших численностей и также быстро исчезают при изменении микроклимата. Необходимы дополнительные экспериментальные исследования экологических особенностей, поведения и межвидовых взаимоотношений коллембол, населяющих муравейники, для выяснения механизмов формирования их локальных сообществ.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны С.К. Стебаевой, А.Б. Бабенко и М.Б. Потапову за научные консультации и помощь в определении коллембол.

Работа поддержана РФФИ (05-04-48104) и Президиумом РАН по программе “Происхождение и эволюция биосферы”.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Березина О.Г., 1999. Трофическая структура сообщества коллембол реликтового липника (Горная Шория) // Проблемы почвенной зоологии. М.: Наука. С. 176–177.
- Бугров Н.М., Квон Е.З., Синякова Н.А., Ермаков А.А., Бугров А.Г., 2005. Влияние длительности обитания *Formica aquilonia* Yadt. на численность беспозвоночных наземного и травяного ярусов // Материалы XII Всерос. мирмекол. симпозиума “Муравьи и защита леса”. Новосибирск: Талер-Пресс. С. 202–206.
- Голубев В.И., Бабыева И.П., 1972. Дрожжи рода *Debaryomyces* Klock в гнездах муравьев группы *Formica rufa* L. // Экол. № 1. С. 78–81.
- Длусский Г.М., 1967. Муравьи рода *Formica*. М.: Наука. 236 с.
- Дмитриенко В.К., Петренко Е.С., 1976. Муравьи таежных биоценозов Сибири. Новосибирск: Наука. 220 с.
- Захаров А.А., 1980. Экология муравьев // Итоги науки и техники. М.: ВИНИТИ. Т. 17. С. 132–205.
- Кузнецова Н.А., 2002. Биотопические группы коллембол (Collembola) в подзоне широколиственно-хвой-

- ных лесов Восточной Европы // Зоол. журн. Т. 81. № 3. С. 306–315.
- Пивоварова Ж.Ф., 1987. Особенности распределения водорослей в муравейниках *Formica polyctena* в лесостепных ландшафтах // Муравьи защита леса. Новосибирск : Изд-во Управления Делами Президиума СО РАН. С. 132–134.
- Раменский Л.Г., 1971. Проблемы и методы изучения растительного покрова // Избр. работы. Л.: Наука. 415 с.
- Резникова Ж.И., Слепцова Е.В., 2003. Биотопические и сезонные вариации населения ногохвосток (Collembola) в муравейниках *Formica rufa* L. // Успехи совр. биол. Т. 123. № 3. С. 316–326.
- Слепцова Е.В., Дорошева Е.А., Бугрова Н.М., Новгородова Т.А., 2005. Воздействие переселенных мирмекомплексов на разнообразие беспозвоночных // Материалы XII Всерос. мирмекол. симпозиума "Муравьи и защита леса". Новосибирск: Талер-Пресс. С. 123–128.
- Стебаева С.К., Гришина Л.Г., 1983. Динамика микроартикопод (Collembola, Oribatei) в гнездах *Formica polyctena* в лесостепи Западной Сибири // Зоол. журн. Т. 62. № 6. С. 850–860.
- Стебаева С.К., Андреева И.С., Резникова Ж.И., 1977. Население микроорганизмов и ногохвосток (Collembola) в гнездах лугового муравья *Formica pratensis* Retz. // Этологические проблемы насекомых Сибири. Новосибирск: Изд-во НГУ. С. 7–38.
- Стебаева С.К., Сухова Т.И., Шербаков Д.Ю., 1977. Отношение ногохвосток (Collembola) различных жизненных форм к градиенту температур // Зоол. журн. Т. 56. № 7. С. 1021–1029.
- Стриганова Б.Р., 1980. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука. 244 с.
- Чернов Ю.И., 1975. Природная зональность и животный мир сущи. М.: Мысль. 222 с.
- Чернова Н.М., Кузнецова Н.А., 1990. Принципы организации многовидовой группировки коллембол-сапрофагов // Общие проблемы биогеоценологии. М.: Наука. С. 220–230.
- Coenen-Stass D., Schaarschmidt B., Lamprecht I., 1980. Temperature distribution and calorimetric determination of heat production in the nest of wood ants *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae) // Ecology. V. 61. P. 238–242.
- Engelmann H.D., 1978. Zur Dominanklassifizierung von Bodenarthropoden // Pedobiologia. V. 18. S. 379–380.
- Frouz J., 1996. The role of nest moisture in thermoregulation of ant (*Formica polyctena*, Hymenoptera, Formicidae) nests // Biologia. V. 51. P. 541–547. 2000. The effect of nest moisture on daily temperature regime in the nests of *Formica polyctena* wood ants // Insectes soc. V. 47. P. 229–235.
- Galle L., 1973. Thermoregulation in the nest of *Formica pratensis* Retz. (Hymenoptera, Formicidae) // Acta Biol. Szeged. V. 19. P. 139–142.
- Hertzberg K., Yoccoz N.G., Ims R. A., Leinaas H.P., 2000. The effect of spatial habitat configuration on recruitment, growth and population structure in arctic Collembola // Oecologia. V. 124. P. 124–390.
- Horstmann K., Schmid H., 1986. Temperature regulation in nest of wood ant (*Formica polyctena*, Hymenoptera, Formicidae) // Entomol. Gener. V. 11. P. 229–236.
- Kamplicher C., Bruckner A. et al., 1995. A mesocosm study design using undisturbed soil monoliths // Acta Zool. Fennica. V. 196. P. 71–72.
- Laakso J., Salminen J., Setälä H., 1995. Effects of abiotic conditions and microarthropod predation on the structure and function of soil animal communities // Acta Zool. Fennica. 196. P. 162–167.
- MacArthur R.H., Wilson E.O., 1967. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press. 342 p.
- Magurran A.E., 1988. Ecological diversity and its measurement. L.: Chapman & Hall. 320 p.
- Odum E.P., 1984. The mesocosm // BioScience. V. 34. P. 558–562.
- Pokarzhevskij A.D., 1981. The distribution and accumulation of nutrients in nests of ants *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae) // Pedobiologia. V. 21. P. 117–124.
- Singh S.B., 1969. Studies on the gut contents of a suctorial Collembolan *Friesea mirabilis* (Tullberg) (Insecta) // Entomologist. V. 102. P. 180–184.
- Wilson D.S., 1992. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection // Ecology. V. 73. № 6. P. 1984–1996.
- Wisniewski J., 1967. Owady towarzyszące mrowiskom *Formica polyctena* Forst. (Hym., Formicidae) w nadsiedzictwie doswiadczałnym zielonka // Place Komisji Nauk Rolniczych i Komisji Nauk Lesnych. V. 21. № 2. P. 627–715.

## FORMATION OF SPRINGTAIL (COLLEMBOLA) COMMUNITIES WHEN SETTLING ANT-HILLS

E. V. Sleptzova<sup>1</sup>, Zh. I. Reznikova<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Institute for Animal Systematics and Ecology, Siberian Division, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk 630091, Russia

<sup>1,2</sup>Novosibirsk State University, Novosibirsk 630090, Russia

e-mail: zhanna@reznikova.net

Ant-hills of red wood ants are considered as isle structures for such small dwellers as microarthropods. Dynamic processes of grouping springtails within ant-hills of *F. aquilonia* were studied in resettled and intact ant nests. Quantitative characteristics of collembolan species communities within ant-hills were revealed depending on the age, hydrothermal regime and state of ant nests, and interspecific relations between the inhabitants. Two life strategies allowing springtails to reach their domination within ant nests are considered: (1) high plasticity, including the resistance to high temperature and droughts that permits some species to maintain the stable high population density and (2) species with the relatively narrow ranges of hydro- and thermopreferenda along with the high speed of reproducibility allow other groups of species to hold temporal niches within ant-hills.