

УДК 595.796: 591.5

## БИОТОПИЧЕСКИЕ И СЕЗОННЫЕ ВАРИАЦИИ НАСЕЛЕНИЯ НОГОХВОСТОК (COLLEMBOLA) В МУРАВЕЙНИКАХ *FORMICA RUFA*

© 2003 г. Ж. И. Резникова, Е. В. Слепцова

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск

Исследованы биотопические и сезонные вариации населения ногохвосток и сезонное изменение в 12 гнездах *Formica rufa*. Установлено, что население ногохвосток в муравейниках, расположенных в одних и тех же биотопах, существенно различается как по численности, так и по составу видов. Наблюдались не отмеченные ранее зимние миграции верхнеподстилочных форм вглубь куполов и зимовка почвенных ногохвосток в верхних промерзающих слоях купола. Предположено, что формирование населения ногохвосток в муравейниках определяется их различной конкурентоспособностью, в частности, "соревнованием" в терморезистентности.

### ВВЕДЕНИЕ

Гнезда муравьев рода *Formica* с насыпными куполами из растительных остатков представляют собой места концентрации большого числа видов беспозвоночных, среди которых наиболее многочисленны мелкие почвенные микроартроподы, в том числе ногохвостки. Основу населения ногохвосток в муравейниках составляют виды, обычные для биотопа, в котором обитают муравьи. Это показано для *Formica polyctena* и *F. pratensis* [6, 8, 18]. В крупных гнездах *F. polyctena* в западной части Польши отмечено 60 видов ногохвосток, что составляет около 75% от общего количества видов членистоногих, обитающих в гнезде, и только 2 вида из них принадлежат к числу мирмекофилов [18]. На юге лесостепной зоны Западной Сибири в крупном гнезде *F. polyctena* обнаружено 28 видов ногохвосток, большинство из которых были обычными обитателями для почвы и подстилки данного биотопа, и только один – специализированный мирмекофил [8].

Известно, что муравьи, строящие купола из растительных остатков, активно регулируют микроклимат в своих гнездах, поддерживая относительно постоянные температуру и влажность, заметно отличающиеся от соответствующих показателей окружающей среды [3, 14]. В зависимости от освещенности муравьи изменяют форму купола, обеспечивая нормальное функционирование гнезда [4]. Помимо аккумуляции солнечной радиации самим куполом и телами рабочих особей, выделяются два основных механизма терморегуляции муравейников: метаболическая активность муравьев [15] и микроорганизмы, населяющих муравейники [10].

Преобладание того или иного механизма определяется режимом влажности в гнездах и их биотопическим расположением [13]. Ногохвостки

очень чувствительны к условиям окружающей среды и чутко реагируют на любые изменения в ней. Поэтому, несмотря на типичный для биотопа состав видов, структура населения ногохвосток в муравейниках может быть достаточно специфичной по сравнению с населением в почве и подстилке.

Работы по изучению населения коллембол в гнездах муравьев немногочисленны ввиду трудоемкости исследований. Более или менее детальные описания структуры и динамики населения микроартропод выполнены, как правило, на отдельных муравейниках. Можно предположить, что в разных гнездах одного и того же вида муравьев формируются сообщества ногохвосток, отличающиеся по структуре доминирования, поскольку в зависимости от биотопического расположения стартовые преимущества могут получать разные виды. Отдельно стоящие муравейники с их регулируемым микроклиматом для многочисленных сожителей могут рассматриваться как крайний вариант элементов мозаичности, разделенных барьерами. Каким образом среди десятков видов ногохвосток, заселяющих муравейники, происходит "выбор" тех, которые становятся доминантами в локальных сообществах, остается практически неизвестным. Для ответа на этот вопрос одним из первых необходимых шагов является исследование специфики распределения ногохвосток и сезонного изменения населения в гнездах муравьев одного вида, расположенных в разных биотопах. Подобных исследований, охватывающих единовременно семьи, принадлежащие к одной популяции, но различные по условиям обитания, ранее не проводилось. Цель данной работы – проследить изменения населения ногохвосток в муравейниках *F. rufa* в зависимости от их биотопического расположения и сезона.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на территории Новосибирского дендрологического парка в 2000 и 2001 г. В апреле и июне–июле 2000 г. изучены 12 гнезд *Formica rufa*, расположенных в 5 разных растительных ассоциациях: 3 гнезда – в сосновом лесу (2-й ярус, подлесок – рябина, калина), 3 – в сосново-мелколиственном разнотравном лесу (2-й ярус, подлесок – рябина, боярышник, шиповник), 2 – в березово-разнотравном лесу (2-й ярус, подлесок – рябина, калина, шиповник), 2 – под лиственничными посадками (2-й ярус, подлесок – боярышник, малина, рябина) и 2 – на безлесной злаково-разнотравной террасе небольшой речки. Минимальное расстояние между биотопами (березовый лес – лиственничник) составляло 200 м, максимальное – около 1500 м. В каждом биотопе исследовалось по 2 гнезда, расположенных друг от друга на расстоянии 15–20 м. В сосновом и сосново-мелколиственном лесах исследовано по 3 гнезда: 2 – расположенных рядом и 1 – на удаленном участке соответствующего леса. Для изучения сезонной динамики населения коллембол из 6 муравейников (по 2 гнезда в березняке, лиственничнике и сосновом лесу) были взяты пробы в ноябре 2000 г. после установления снежного покрова, в апреле и конце июня 2001 г.

При взятии проб измерялась температура субстрата в муравейнике и контроле. Пробы брались буром объемом 125 см<sup>3</sup> (высотой 5 см) из центральной осевой части гнезда до глубины 20 см, с северной и южной сторон купола и валов (зимой – только из куполов). Контролем служила почва вне муравейника в радиусе до 5 м от него, повторность – десятикратная около каждого гнезда. Коллембол экстрагировали по стандартной методике при помощи электроторов. Всего взято 752 пробы, из них извлечено 23320 экз. коллембол.

При анализе структуры доминирования видов использована шкала, предложенная Энгельманном [11], по 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%. По таблицам численности были рассчитаны индексы процентного сходства между местообитаниями (коэффициент Чекановского,  $D(X, Y) = \sum \min(X_i, Y_i)$ , где  $X_i$  и  $Y_i$  – доля  $i$ -го признака для объектов  $X$  и  $Y$ ), по которым методом Уорда были построены кластеры. Определены индексы видового богатства (Менхиника,  $I_m = S/\sqrt{N}$ ), разнообразия (Шеннона,  $H = -\sum [(N_i/N)\log_2(N_i/N)]$ ) и выравненности видовой структуры (на основе индекса Шеннона  $H/H_{\max} = H/\log_2 S$ , где  $S$  – число видов,  $N$  – численность [9, 16]. Для вычисления индексов, а также анализа рангового распределения видов использованы программы "Экос" и "Statistica".

## ВИДОВОЙ СОСТАВ И ЧИСЛЕННОСТЬ НОГОХВОСТОК В МУРАВЕЙНИКАХ

Всего найдено 43 вида ногохвосток, принадлежащих 11 семействам (*Hypogastruridae*, *Neanuridae*, *Onychiuridae*, *Isotomidae*, *Entomobryidae*, *Tomoceridae*, *Katiannidae*, *Arthropalitidae*, *Bourletiellidae*, *Sminthurididae* и *Neelidae*) и 29 родам (табл. 1). В муравейниках обнаружено 36 видов ногохвосток (в куполе – 28, на валах – 30 видов), из них 31 вид встречался и вне муравейников. Три вида (*Entomobryoides myrmecophilus*, *Protaphorura (Supraphorura) furcifer* и *Proisotoma minuta*) были обнаружены только в куполах муравейников, и два вида (*Isotomodes productus* и *Arthropalites sp. gr. principales*) – только на валах. Все эти виды (кроме *E. myrmecophilus*, который, возможно, является факультативным мирмекофилом) – не мирмекофилы, и отсутствие их в контроле, вероятно, объясняется низкой численностью в почве вне муравейника. Почти все виды, обычные для исследованных биотопов, встречались и в гнездах. Лишь крупные виды из рода *Tomocerus*, типичные представители подстилки, попадались в них очень редко и только на валах. Если рассматривать каждое гнездо в отдельности, то купола муравейников населяло не более 9, а валы – не более 10 видов, из которых общими в гнезде обычно являлись 3–4 вида. В соответствующих контрольных пробах встречалось до 16 видов ногохвосток в одном местообитании. Индексы видового богатства и разнообразия в куполах муравейников всегда значительно ниже, чем в контроле (табл. 2). Валы гнезд занимают промежуточное положение.

Все исследованные сезоны численность коллембол сильно варьировала в разных муравейниках, как на валах, так и в куполах (рис. 1 и 2). Для куполов самая низкая численность (2.8 экз./125 см<sup>3</sup>, что соответствует 1120 экз./м<sup>2</sup> в слое 0–5 см) отмечена в июне в березняке, самая высокая (213.1 экз./125 см<sup>3</sup> = 85240 экз./м<sup>2</sup>) – в ноябре в лиственничных посадках. На валах минимальная численность (0.8 экз./125 см<sup>3</sup> = 320 экз./м<sup>2</sup>) была летом в гнезде, расположенном в сосновом лесу, максимальная (149.7 экз./125 см<sup>3</sup> = 59880 экз./м<sup>2</sup>) – весной в лиственничнике. В контроле коллемболы не достигали таких высоких численностей, как в муравейниках, максимальная численность (63.3 экз./125 см<sup>3</sup> = 25320 экз./м<sup>2</sup>) отмечена также весной в лиственничнике.

## СТРУКТУРА ДОМИНИРОВАНИЯ И СПЕКТРЫ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ НОГОХВОСТОК В МУРАВЕЙНИКАХ

Население ногохвосток в куполах муравейников, состоящих из растительных остатков, и земляных валах различается не только по численно-

Таблица 1. Население ноготвосток в гнездах *F. rufa* и в контроле в разных биотопах

Биотопы	Сосновый лес			Березовый лес			Лиственничник			Смешанный лес			Терраса реки				
	Вид	Купо- ла	Валы	Конт- роль													
Hypogastrura sp.				X			X			XXX	XX						
H. (Ceratophysella) succinea Gisin, 1949	X		X														
Shoetella ununguiculata (Tullberg, 1871)			X					X									
Willemia sp.									X					X			
Anurida sp.																	
Friesea mirabilis Tullberg, 1869	XXX	XX	X			X			X	X	XX	X					
Neanura muscorum (Templeton, 1839)	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X					
Mesaphorura macrochaeta Rusek, 1976	X	XX	X	X	XXX	XX	X	XXX	X	X	XX	XX			X	X	
M. critica Ellis, 1976				X	XX	XXX											
M. hylophila Rusek, 1982			X					X	X						X		
Metaphorura affinis Boerner, 1902			X		X	XX			X	X				X	XX	XXX	XXX
Stenaphorura quadrispina Boerner, 1901																X	
Protaiphorura sp. gr. pulvinata Gisin, 1954			X	XX	XX	X	X								X		
P. sp. gr. octopunctata (Tullberg, 1876)	X	XX	X	X	X	X					X			XX	X		
P. (Supraphorura) furcifer (Boerner, 1901)	X																
Onychiurus sp.			X			X					X						
Isotoma viridis Bourlet, 1839	X	X	X	X		X	X	X	XX	X	X	X				X	
L (Parisotoma) notabilis Schaeffer, 1896	XX	XX	XX	XXX	XXX	XX	XX	XXX	XXX	XX	XXX	XX	XXX	XX	XXX	XXX	X
L (Desoria) sp.			X														
Proisotoma minuta Tullberg, 1871				X													
P. minima Absolon, 1901			X						X	X							

Таблица 1. Окончание

Биотопы		Сосновый лес			Березовый лес			Лиственничник			Смешанный лес			Terrаса реки			
Вид		Купо-ла	Валы	Конт-роль	Купо-ла	Валы	Конт-роль	Купо-ла	Валы	Конт-роль	Купо-ла	Валы	Конт-роль	Купо-ла	Валы	Конт-роль	
<i>Isotomiella minor</i> Schaeffer, 1896				x						x			x				
<i>Folsomia quadrioculata</i> Tullberg, 1871				x								xxx	x				
<i>F. fumetaria</i> Linnaeus, 1758	x	xx	x					x					x				
<i>F. sp</i>		xxx	x						x								
<i>Folsomides parvulus</i> Stach, 1922														x		x	
<i>Isotomodes productus</i> Axelson, 1906														x			
<i>Lepidocyrtus violaceus</i> Fourcroy, 1775	xxx	xxx	xxx	xxx	x	x	xxx	xx	xx	xx	xxx	xx	x	xxx	xx	x	
<i>Pseudosinella octopunctata</i> Boerner, 1901	xx	xxx	xx	xxx	xxx	xxx	xx	xx	xx	xx	xxx	xx	xx	xxx	xx	xxx	
<i>P. alba</i> (Packard, 1873)					x		x		x	x							
<i>P. sp</i>											x	x				x	
<i>Willowsia buski</i> Lubbock, 1870	xxx		xx	xx		x	xx	xx	x	xxx	xx	x	x			x	
<i>Entomobryoides myrmecophilus</i> (Reuter, 1886)	x						x				xxx						
<i>E. nivalis</i> Linnaeus, 1758	x		x			x	x	x	x		x	x	x				
<i>Drepanura quadrilineata</i> Stebaeva, 1973	x				x	x				x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Tomocerus asiaticus</i> Martynova, 1969		x			x	x				x		x					
<i>T. sibiricus</i> Reuter, 1891			x		x										x	x	x
<i>Sminthurinus</i> sp. gr. <i>niger</i> (Lubbock, 1867)	x	xxx	xx	x		xx	x	x	x	x	xx	xx		x		x	xx
<i>S. sp. 2</i>	x	xx	xx			x	x		x		x	x	x		x	x	x
<i>Deuterosminthurus repandus</i> Agren, 1903	x		x		x	x	x						x				
<i>Arrhopalites</i> sp. gr. <i>principales</i> Stach, 1945								x									
<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer, 1898)		x	xx														
<i>Megalothorax minimus</i> Folsom, 1901									x								
Всего видов	18	13	27	15	12	20	15	13	18	17	14	18	7	10	15		

Примечание. Указаны виды, найденные во все исследованные сезоны; xxx – виды, достигавшие уровня зудоминанта хотя бы в один сезон, xx – доминанты, x – субдоминанты и рецеденты.

**Таблица 2.** Характеристика населения ногохвосток в гнездах *F. rufa* и контроле

Индексы	Купола	Валы	Контроль
Ноябрь			
$I_m$	0.9 ± 0.39	нет данных	1.99 ± 1.11
$H$	0.85 ± 0.38		1.82 ± 0.89
$H/H_{\max}$	0.34 ± 0.16		0.73 ± 0.21
Апрель–май			
$I_m$	1 ± 0.52	1.36 ± 0.57	2.41 ± 1.02
$H$	0.94 ± 0.46	1.73 ± 0.48	2.56 ± 0.61
$H/H_{\max}$	0.41 ± 0.2	0.58 ± 0.16	0.71 ± 0.14
Июнь–июль			
$I_m$	0.78 ± 0.57	2.43 ± 1.03	3.45 ± 0.62
$H$	0.68 ± 0.43	1.99 ± 0.69	2.54 ± 0.55
$H/H_{\max}$	0.35 ± 0.28	0.78 ± 0.23	0.83 ± 0.13

Примечание. Индексы посчитаны индивидуально для каждого гнезда, в таблице указаны средние значения. Стандартные отклонения  $n = 6$  (в ноябре),  $n = 12$  (в апреле–мае и июне–июле).

сти и видовому составу, но и по спектру жизненных форм. Так, по данным Стебаевой [8], в лесостепи на юге Западной Сибири в куполе гнезда *F. polystena*, кроме специализированного мирмекофила *Cyphoderus* sp., доминировали подстилочные виды, тогда как на валах предпочитали селиться подстилочно-почвенные и почвенные виды ногохвосток. В исследованных нами гнездах *F. rufa* специализированные мирмекофилы не были обнаружены. В куполах высокая численность ногохвосток достигалась обычно за счет 1–3 подстилочных видов. Видовое ядро составляли верхнеподстилочные *Lepidocytus violaceus*, *Willowsia buski* и нижнеподстилочные *Pseudosinella octopunctata* и *Isotoma notabilis*, типичные виды в лесной подстилке. Почти во всех гнездах один из этих видов достигал уровня эудоминанта. Вследствие явного доминирования отдельных видов индексы выравненности видовой структуры в куполах муравейников значительно ниже, чем на валах и в контроле (см. табл. 2).

На валах, как и в контроле, спектр жизненных форм коллембол представлен более полно, чем в куполах гнезд. Весной почвенные и подстилочно-почвенные виды составляли в среднем 51% от общей численности ногохвосток. Уровня эудоминантов достигали нижнеподстилочные *P. octopunctata* и *I. notabilis*, подстилочно-почвенный *Folsomia quadrioculata* и почвенные *Mesaphorura mastoschaeta*, *Metaphorura affinis* и *Folsomia* sp. Летом почвенные и подстилочно-почвенные виды составляли около 20% от общей численности на валах и 15% – в контроле, тогда как в куполах они практически отсутствовали. Выравненность видового состава на валах относительно высока по сравнению с куполами, но меньше, чем в контроле (см. табл. 2).

## АНАЛИЗ БИТОПИЧЕСКИХ ВАРИАЦИЙ НАСЕЛЕНИЯ МУРАВЕЙНИКОВ

Исследованные муравейники располагались в 5 разных биотопах: в сосновом, бересковом, сосново-мелколиственном лесах, под лиственничными посадками и на безлесной террасе реки.

Население ногохвосток в муравейниках, расположенных в одних и тех же биотопах, сильно различается как по численности (см. рис. 1), так и по видовому составу. Эудоминантами в куполах муравейников в одинаковых биотопах могут быть разные виды. Лишь под лиственничными посадками в обоих исследованных гнездах эудоминантом во все сезоны был верхнеподстилочный *L. violaceus*. В сосновом лесу, кроме этого вида, эудоминантами в куполах гнезд были также верхнеподстилочные *W. buski* (в одном гнезде весной и в одном – летом) и *Friesea mirabilis* (весной – в одном из гнезд). *L. violaceus* присутствовал во всех гнездах в группе доминирующих видов. В сосново-мелколиственном лесу во всех трех исследованных муравейниках доминировали разные виды: весной в одном гнезде преобладал *L. violaceus*, во втором – *E. turgescophilus* и в третьем – *P. octopunctata*, летом в соответствующих гнездах доминировали *W. buski*, *Hypogastrura* sp. и *L. violaceus*. Для муравейников, расположенных в бересняке и на террасе реки, характерно доминирование в куполах нижнеподстилочных форм ногохвосток. Так, весной в них эудоминантами были *I. notabilis* и *P. octopunctata*, оба относящиеся к этой жизненной форме. Летом в этих биотопах наряду с верхнеподстилочным *L. violaceus* в одном из гнезд все еще доминировал *P. octopunctata*. В ноябре в бересковом лесу в куполе одного гнезда доминировал *I. notabilis*, во втором гнезде – верхнепочвенный *Protaphorura* sp.

Видовой состав коллембол на валах гнезд в большей степени чем в куполах зависит от населения подстилки и почвы биотопа, в котором расположен муравейник. Так, весной на валах гнезд на безлесной террасе реки доминировал почвенный *M. affinis*, который в большом количестве (до 97.8% от общей численности) присутствовал в почве данного местообитания. На валах двух муравейников в сосновом лесу эудоминантом являлся почвенный вид из рода *Folsomia*, обнаруженный лишь в почве того же биотопа.

В сосновом и сосново-мелколиственном лесах исследовалось по три гнезда: по два близко расположенных и одному отдельно стоящему (на отдаленном участке сходного биотопа). Эти ситуации интересны тем, что население ногохвосток в почве отдаленных участков одного и того же биотопа отличалось по видовому составу, тогда как в куполах гнезд, расположенных на этих участках, население по составу было сходным и существенно различалось лишь по численности. Так, весной

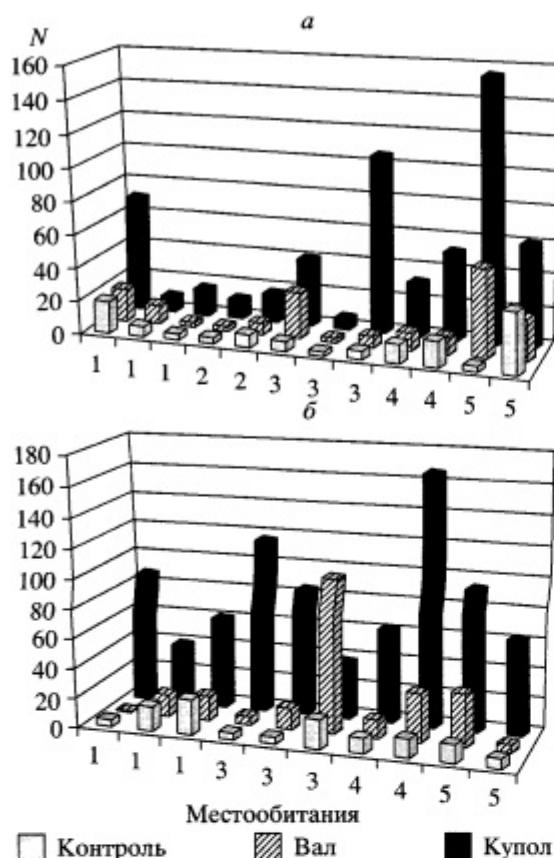


Рис. 1. Биотопические вариации численности ногохвосток ( $N$ , экз./125 см $^3$ ) в разных местообитаниях в апреле–мае (а) и июне–июле 2000 г. (б). 1 – сосняк, 2 – бересковый лес, 3 – смешанный лес, 4 – лиственничник, 5 – терраса реки.

в сосняке численность ногохвосток в куполе отдельно находившегося муравейника достигала 70.3 экз./125 см $^3$ , а в куполах рядом расположенных гнезд – 8.7 и 15.7 экз./125 см $^3$ . В сосново-мелколиственном лесу весной колебания численности ногохвосток в куполах еще больше: в соседних гнездах – 5.7 и 40 экз./125 см $^3$ , в гнезде, расположенному на другом участке – 105.8 экз./125 см $^3$ . Летом различия в численности ногохвосток в куполах гнезд на разных участках одинаковых биотопов несколько сглаживаются (численности различаются не более чем в 2–3 раза), тогда как на валах, напротив, увеличиваются. Так, в сосняке численность ногохвосток на валу отдельно расположенного муравейника достигала всего 0.8 экз./125 см $^3$ , на валах соседних гнезд – 14.2 и 15.8 экз./125 см $^3$ . В смешанном лесу численность на валу удаленного муравейника значительно больше – 102.2 экз./125 см $^3$ , чем в двух других, рядом стоящих гнездах – 5 и 12.6 экз./125 см $^3$ .

Кластерный анализ демонстрирует отсутствие биотопического своеобразия населения ногохвосток.

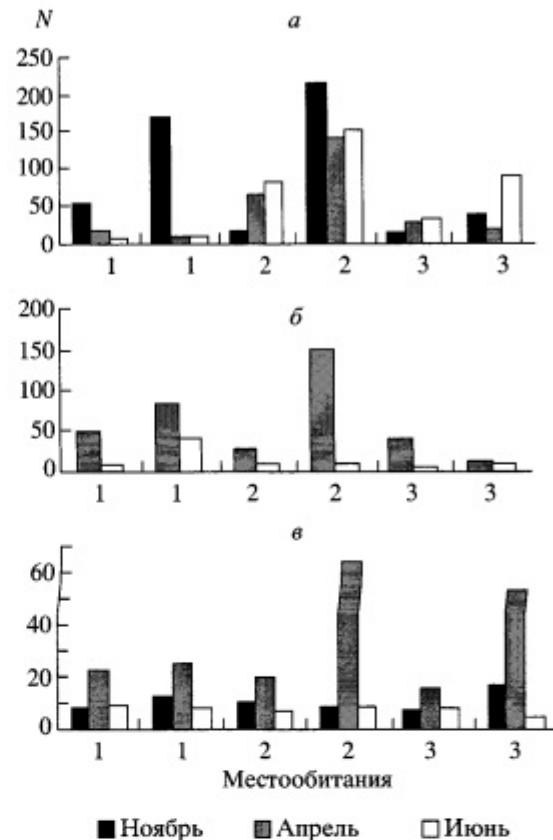


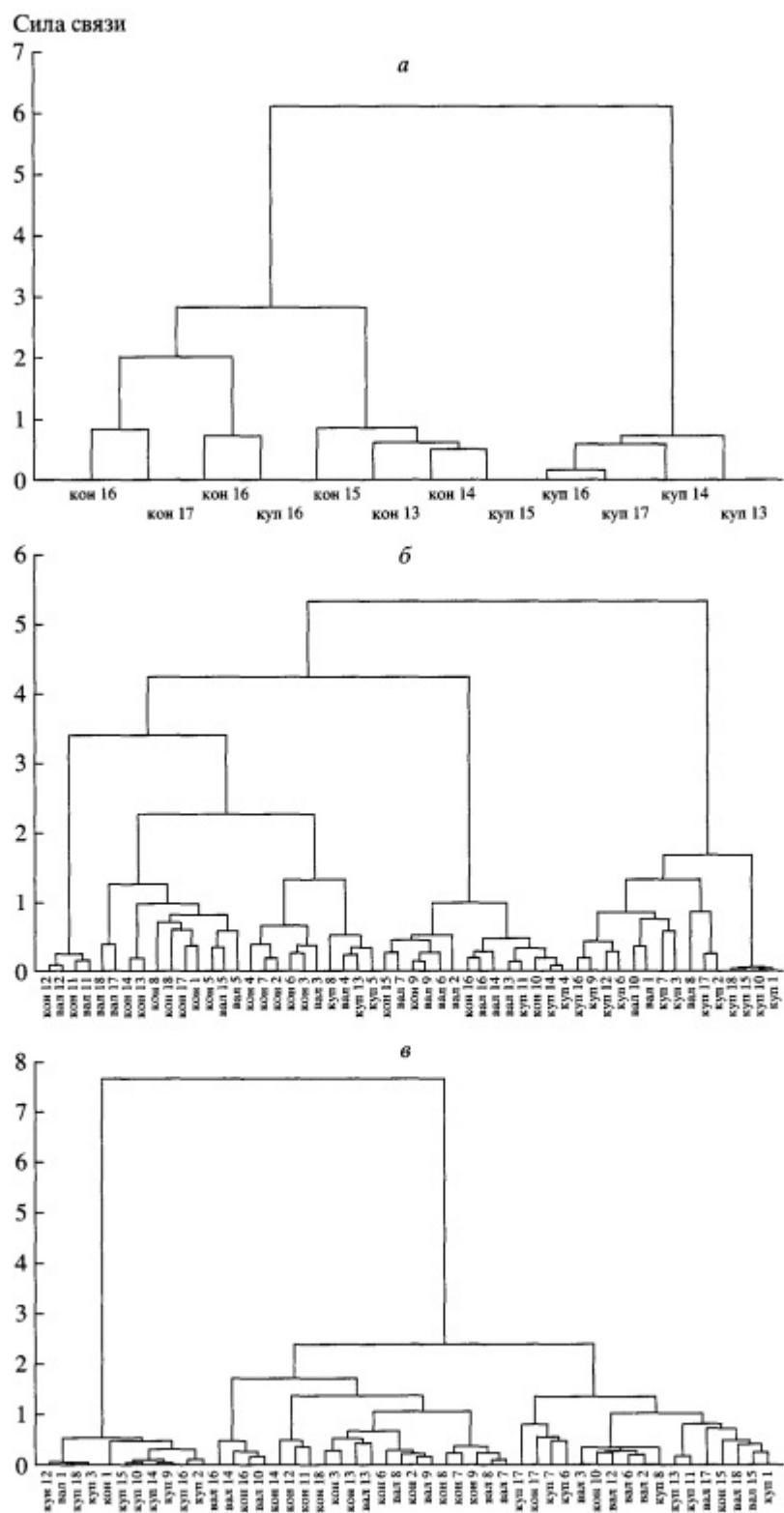
Рис. 2. Сезонные вариации численности ногохвосток ( $N$ , экз./125 см $^3$ ) в разных местообитаниях (2000–2001 гг.): в куполах муравейников (а), на валах (б) и в контроле (в). 1 – бересковый лес, 2 – лиственничник, 3 – сосновый лес.

сток как в подстилке и почве исследованных местообитаний муравьев, так и в их гнездах (рис. 3). Только весной на дендрограмме наблюдается резкое выделение участка на террасе реки (контроль и валы гнезд муравьев). Вероятно, отсутствие древесной растительности, отличающее данный биотоп от остальных, наиболее существенно сказывается на населении коллембол в весенний период.

#### ОСОБЕННОСТИ НАСЕЛЕНИЯ НОГОХВОСТОК В ГНЕЗДАХ F. RUFA В РАЗНЫЕ СЕЗОНЫ

Мы сопоставили население ногохвосток в муравейниках в течение трех сезонов: зимнего (ноябрь 2000 г.), весеннего (апрель–май 2000 и 2001 гг.) и летнего (июнь–июль 2000 и 2001 гг.).

**Ноябрь.** Зимой купола муравейников могут быть очень плотно заселены ногохвостками. Наиболее высокая численность наблюдалась в бересковом лесу (169.5 экз./125 см $^3$ ) и лиственничнике



**Рис. 3.** Дендрограммы сходства населения ноготкосток в разных местообитаниях в ноябре (*a*), апреле–мае (*б*) и июне–июле (*в*). Условные обозначения: куп – купола гнезд, вал – валы, кон – контроль; 1–12 – номера муравейников, исследованных в 2000 г., 13–14 – в 2001 г., 1–3, 17, 18 – сосновый лес, 4, 5, 13, 14 – березовый лес, 6–8 – сосново-мелколистственный лес, 9, 10, 15, 16 – лиственичник, 11, 12 – терраса реки.

(213 экз./125 см<sup>3</sup>). В этих гнездах в ноябре численность коллембол была выше, чем весной и летом (см. рис. 2). В контроле численность ногохвосток не превышала 15.2 экз./125 см<sup>3</sup>.

Купола муравейников были заселены в основном видами ногохвосток, обычно встречающимися в муравейниках и в летние месяцы. В большинстве гнезд доминировали *L. violaceus* и *I. notabilis*. Только в гнездах, расположенных в бересняке, обнаружен почвенный *Protaphorura* sp. В одном из гнезд наблюдалась очень высокая численность этого вида (146.9 экз./125 см<sup>3</sup>) – 86.7% от общей численности ногохвосток в куполе. Это представляется интересным, так как ранее считалось, что купола муравейников из растительных остатков являются удобными местами зимовки только для подстилочных форм ногохвосток [8, 18].

Показатели видового богатства, разнообразия и выравненности в куполах гнезд не высоки – в 2 раза ниже, чем в контроле (см. табл. 2). По результатам кластерного анализа резко выделяются купола гнезд, расположенных в сосновом лесу и лиственничнике, тогда как население муравейников в бересовом лесу сходно с контролем (рис. 3а) вследствие обилия почвенного *Protaphorura* sp.

В зимний период в куполах муравейников увеличивается численность подстилочных видов в центральной осевой части с глубиной, тогда как весной и летом их численность была максимальной в поверхностном слое купола (0–5 или 5–10 см) и резко снижалась в более глубоких слоях. Почвенный *Protaphorura* sp. зимой наиболее плотно заселял верхние слои куполов, несмотря на то, что купола гнезд муравьев промерзают в поверхностном слое до 10 см (то есть ногохвостки экстрагировались из полностью обледеневших проб). По-видимому, выбор ногохвостками места зимовки определяется не глубиной промерзания субстрата, а оптимальными микроклиматическими условиями перед прекращением активности.

**Апрель–май.** Уже ранней весной в куполах муравейников устанавливается температура, намного превышающая температуру на валах и в контроле (рис. 4а). В куполах температура достигает в среднем +20°C, тогда как на валах и в контроле +9.5 и +7.4°C соответственно. Население ногохвосток в муравейниках весной формируется, вероятно, из перезимовавших особей, а также в результате миграции тех видов, для которых благоприятны сложившиеся микроклиматические условия.

Весной в большинстве гнезд, исследованных в ноябре 2000 г., численность ногохвосток снижалась, и лишь в двух гнездах (под лиственничными посадками и в сосняке) слегка увеличилась (см. рис. 2). В бересняке наблюдалось резкое снижение численности за счет практически полного ис-

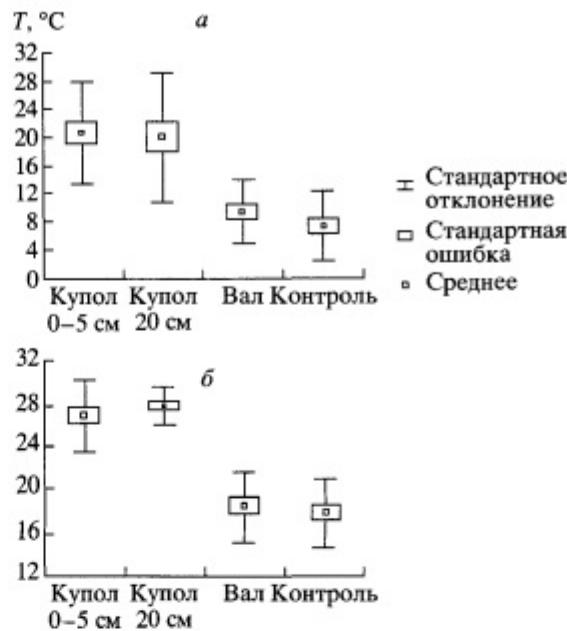


Рис. 4. Распределение температуры в гнездах *F. rufa* и в контроле в апреле–мае (а) и июне–июле (б).

чезновения *Protaphorura* sp. (0.3 экз./125 см<sup>3</sup> в куполе одного из гнезд).

Почвенные и подстилочно-почвенные формы в куполах составляли в среднем 11.4%, на валах – 51% от общей численности населения коллембол. В куполах разных гнезд доминируют подстилочные *L. violaceus*, *P. octopunctata*, *I. notabilis*, *W. buski*, *F. mirabilis* и *E. myrmecophilus*, на валах – *P. octopunctata*, *I. notabilis*, *Sminthurinus* sp., подстилочно-почвенный *F. quadrioculata* и эузэдафические *M. affinis*, *M. macrochaeta* и *F. fimetaria*. Видовое богатство, разнообразие и выравненность видовой структуры в куполах слегка повышаются по сравнению с зимними показателями (см. табл. 2).

По результатам кластерного анализа выделяется несколько групп местообитаний, различающихся по типу населения микроарктопод (см. рис. 3б). К первой относятся в основном купола муравейников. Купола гнезд, расположенных в бересняке, все еще отличаются от остальных гнезд и сходны с контролем. Купол одного гнезда, расположенного в смешанном лесу, и одного – на террасе реки также близки по составу населения с валами и контролем. Валы гнезд и контролль объединились вне зависимости от биотопического расположения; резко выделилось лишь население ногохвосток на террасе реки (и на валах и в контроле).

**Июнь–июль.** В середине лета температура в куполах гнезд достигает +30°C и выше (рис. 4б). Колебания температуры, особенно во внутренних слоях купола, гораздо меньше, чем весной.

По-видимому, в данном случае преимущество получают наиболее теплостойкие виды ногохвосток, достигая в куполах муравейников высокой численности. К таким видам можно отнести *L. violaceus*, *W. buski* и *P. octopunctata*, доминирующие летом в большинстве гнезд.

Численность микроартропод в куполах большинства муравейников увеличивается (см. рис. 1 и 2) по сравнению с весной. Это происходит за счет возрастания численности верхнеподстилочных *L. violaceus* и *W. buski*. Снижение численности в куполах некоторых муравейников (в бересняке, смешанном лесу и на террасе) происходит за счет исчезновения нижнеподстилочных *I. notabilis* и *P. octopunctata*, присутствовавших весной в больших количествах. Почвенные и подстилочно-почвенные жизненные формы ногохвосток в куполах встречались лишь в единичных экземплярах. Видовое богатство и разнообразие, так же, как и выравненность видовой структуры ногохвосток в куполах гнезд, снижаются (см. табл. 2).

На валах, как и в контроле, летом также увеличивается доля обитающих на поверхности коллемболов, разнообразие спектров жизненных форм сохраняется. Почвенные и подстилочно-почвенные виды составляли в среднем 20% от общей численности. В 2000 г. на валах, так же как и в контроле, численность ногохвосток летом была выше, чем весной, индексы видового разнообразия и выравненности, наоборот, снижались. В 2001 г. наблюдалась обратная картина: видовое богатство и выравненность видовой структуры увеличивались вследствие того, что весной этого года и на валах, и в контроле численность была высокой. Летом она снизилась и достигла того же уровня, что и летом 2000 г. Таким образом, динамика населения ногохвосток на валах в разные годы сходна с контролем.

На дендрограмме четко видно, что местообитания делятся на три крупные группы (рис. 3в). В первую, наиболее резко выделяющуюся, вошли купола гнезд, а также участок соснового леса (вал и контроль). Во всех этих местообитаниях эудоминантом был *L. violaceus*. Во вторую группу вошли в основном купола, в которых эудоминантами являлись другие виды, а также валы некоторых гнезд, в третью – валы и контрольные пробы. Таким образом, летом происходит более четкое разграничение местообитаний ногохвосток, чем весной. При этом не только купола муравейников, но и валы некоторых гнезд отличаются от контроля по населению ногохвосток.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Муравейники *F. rufa*, расположенные в разных биотопах, в основном населяют виды ногохвосток, обычно встречающиеся в почве и подстилке

тех же биотопов. Однако сообщества ногохвосток в муравейниках обладают рядом отличительных черт, которые характеризуют гнезда муравьев как высоко специфичные местообитания. По сравнению с парцеллами, обусловленными средообразующими свойствами растений и обладающими нечетко выраженным границами, муравейники, как местообитания для микроартропод, представляют собой подобие островов, так как они изолированы друг от друга. Это позволяет рассматривать их как дискретные пятна, значительно более четко обозначенные, чем парцеллы с их относительно низким своеобразием [2]. Наши данные позволяют полагать, что, в зависимости от начального набора и соотношения численности видов, даже в ряде расположенных муравейниках могут формироваться совершенно не сходные между собой группировки микроартропод. Это соответствует общему правилу формирования "мозаичных" сообществ, согласно которому случайные вариации в заселении пятен усиливаются детерминистскими взаимодействиями между видами, что приводит к различию в траекториях их развития [17].

Численность ногохвосток в куполах и на валах муравейников сильно варьирует, но для большинства муравейников во все сезоны характерны высокие ее показатели, намного превышающие такие в контроле. Видовая структура и динамика населения ногохвосток в муравейниках и окружающей подстилке также заметно отличаются. На основании предложенной ранее классификации типов организации сообществ коллембол [5] можно предположить, что в куполах муравейников складывается флюктуирующий тип организации на фоне относительно стабильной организации, характерной для исходных биотопов и валов большинства гнезд. Муравейники, по-видимому, предоставляют весьма специфические условия для сезонных флюктуаций населения. Наши данные позволяют предполагать не отмеченные ранее зимние миграции верхнеподстилочных форм вглубь куполов и, напротив, зимовку почвенных ногохвосток в верхних промерзающих слоях купола.

Структурные части гнезд муравьев населяют разные типы группировок коллемболов. Население куполов характеризуется высокой численностью 1–2 доминирующих видов. Видовое ядро составляют типичные представители лесной подстилки: верхнеподстилочные *L. violaceus*, *W. buski* и нижнеподстилочные *P. octopunctata* и *I. notabilis*. Почти во всех исследованных гнездах один из этих видов достигал уровня эудоминанта. Максимальная доля почвенных коллемболов (до 86.7% в одном из гнезд) в куполах отмечена в ноябре. Весной доля почвенных и подстилочно-почвенных видов в куполах гнезд снижалась до 11.4%, летом они присутствовали лишь в единичных экземплярах.

рах. Численность подстилочных видов, напротив, к середине лета повышалась по сравнению с ранней весной. В целом, для куполов гнезд характерны низкие показатели видового богатства и разнообразия и слабая выравненность видовой структуры вследствие высокого уровня доминирования одного-двух из населяющих их видов.

Население ногохвосток на валах далеко не столь своеобразно и чаще всего близко по составу видов и спектру жизненных форм к населению почвы исходного биотопа. Видовое богатство и выравненность на валах имеют промежуточные значения. Эти показатели и на валах, и в контроле летом возрастают по сравнению с весенними значениями, тогда как в куполах они, наоборот, снижаются. Сезонная динамика структуры населения ногохвосток на валах также сходна с контролем. К середине лета на валах увеличивается доля подстилочных видов, но характер спектра жизненных форм сохраняется.

Биотопическое своеобразие населения муравейников оказалось низким. В одном биотопе в разных муравейниках доминантами могли быть разные виды. Только в лиственничнике в куполах эудоминантом всегда был *L. violaceus*. Для гнезд, расположенных в березняке и на безлесной террасе реки, характерно доминирование нижнеподстилочных видов *P. octopunctata* и *I. notabilis*, тогда как в остальных биотопах эудоминантами являлись верхнеподстилочные виды. Население ногохвосток в муравейниках, расположенных в одних и тех же биотопах, различается не только по видовой структуре, но и по численности. Это явно видно на примере муравейников, расположенных на разных участках соснового и сосново-мелколиственного лесов.

В разные сезоны влияние биотопического положения на население ногохвосток в гнездах муравьев меняется. В основном это происходит за счет динамики почвенных форм ногохвосток, которые обладают большей видовой приуроченностью к определенному биотопу, чем подстилочные жизненные формы. В зимний период высокая численность почвенного вида (из рода *Protaphorura*) в куполах гнезд была отмечена только в березняке. В апреле этот вид все еще присутствовал в куполах гнезд, но численность его была не высока. В середине лета состав видов ногохвосток в муравейниках, расположенных в березняке, был практически таким же, как и в остальных биотопах. Доля нижнеподстилочных видов (*P. octopunctata* и *I. notabilis*), которые весной были эудоминантами в куполах гнезд, расположенных в березняке и на террасе реки, также заметно уменьшалась к середине лета.

Ярко выраженное, особенно в летние месяцы, доминирование верхнеподстилочных форм в куполах муравейников можно объяснить их высо-

кой резистентностью к высоким температурам и иссушению. В куполах муравейников рыжих лесных муравьев температура в июле достигает +35°C [13]. В исследованных нами гнездах в июне–июле температура составляла в среднем +28°C. Известно, что для обитателей подстилки характерен более широкий спектр избираемой температурной зоны, чем у почвенных видов. По данным Стебаевой и соавторов [6, 7], у часто встречавшегося в муравейниках *W. buski* экспериментально установленный температурный оптимум составлял 21–25°C у взрослых особей и 12–18°C – у ювенильных, тогда как у обитателя почвы *Onychiurus sp.* предпочтаемая температурная зона была узка и стабильна в онтогенезе (9–11°C). Помимо этого, наиболее часто доминировавшие в куполах гнезд виды (*L. violaceus*, *W. buski* и *P. octopunctata*) имеют защитный слой чешуек на теле, что может обуславливать устойчивость данных видов. Нижнеподстилочный *I. notabilis*, не имеющий чешуек, встречался в больших количествах в гнездах муравьев только весной. Доминирующий в большинстве куполов *L. violaceus*, по-видимому, помимо благоприятных микроклиматических условий, находит в них и пищу в виде растительных остатков. По данным Березиной [1], из 900 проанализированных особей из различных семейств коллембол только у *L. violaceus* в кишечнике найдены мертвые ткани высших растений.

Можно предположить, что сценарий формирования населения ногохвосток в муравейниках определяется их различной конкурентоспособностью, в частности, "соревнованием" в резистентности к высоким температурам. Вопрос о механизмах взаимодействия видов в муравейниках, приводящих к существенным и разнообразным отклонениям от сообществ исходных биотопов, требует дальнейшего исследования с привлечением методов полевой экспериментальной экологии.

Авторы искренне благодарят С.К. Стебаеву и О.Г. Березину за помощь в определении коллембол и ценные замечания при обсуждении результатов и работе над рукописью и И.И. Любечанского за плодотворную дискуссию и помочь в статистической обработке материалов.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (№ 02-04-48386).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Березина О.Г. // Проблемы почвенной зоологии. М.: ИПЭЭ РАН, 1999. С. 176.
2. Березина О.Г. // Зоол. журн. 2003, в печати.
3. Даусский Г.М. // Муравьи рода формика. М.: Наука, 1967. 236 с.
4. Дмитриенко В.К., Петренко Е.С. // Муравьи таежных биоценозов Сибири. Новосибирск: Наука, 1976. 220 с.

5. Кузнецова Н.А., Крестьянинова А.И. // Зоол. журн. 1998. Т. 77. № 9. С. 1009.
6. Стебаева С.К., Андреева И.С., Резникова Ж.И. // Этологические проблемы экологии насекомых Сибири. Новосибирск: Биологический ин-т СО АН СССР, 1977. С. 7.
7. Стебаева С.К., Сухова Т.И., Щербаков Д.Ю. // Зоол. журн. 1977. Т. 56. № 7. С. 1021.
8. Стебаева С.К., Гришина Л.Г. // Зоол. журн. 1983. Т. 63. № 6. С. 850.
9. Чернов Ю.И. // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С. 160.
10. Coenen-Stass D., Scharschmidt B., Lamprecht I. // Ecology. 1980. V. 61. P. 238.
11. Engelmann H.-D. // Pedobiologia. 1978. V. 18. P. 379.
12. Frouz J. // Biologia. 1996. V. 51. P. 541.
13. Frouz J. // Insectes Soc. 2000. V. 47. P. 229.
14. Galle L. // Acta Biol. Szeged. 1973. V. 19. P. 139.
15. Horstmann K., Schmid H. // Entomol. Gener. 1986. V. 11. P. 229.
16. Magurran A. E. // Ecological Diversity and Its Measurement. Princeton: Princeton University Press, 1988. 180 p.
17. Wilson D.S. // Ecology. 1992. V. 73. № 6. P. 1984.
18. Wisniewski J. // Place Komisji Nauk Rolnych i Komisji Nauk Lesnych. 1967. V. 21. № 2. P. 627.

## Spatial and Temporal Changes in Springtail (Collembola) Populations within *Formica rufa* Anthills

Zh. I. Reznikova, E. V. Sleptsova

*Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Division, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia*

Spatial and temporal changes in springtail populations were studied within twelve *Formica rufa* anthills located in different forest sites. The populations of springtails in the anthills located in the same biotopes differed both by the abundance and species composition. Soil-dwelling springtail species are restricted to a definite biotope to a greater degree than litter-dwelling ones. Anthills provide specific conditions for seasonal fluctuation in the population of springtails. The development of springtail population in anthills appears to be determined by their indirect competition, particularly by their different degree of thermoresistance.

Сдано в набор 02.04.2003 г.

Подписано к печати 23.05.2003 г.

Формат бумаги 60 × 88<sup>1/8</sup>

Офсетная печать

Усл. печ. л. 14.0

Усл. кр.-отт. 6.2 тыс.

Уч.-изд. л. 14.1

Бум. л. 7.0

Тираж 428 экз.

Зак. 7335

Свидетельство о регистрации № 0110159 от 04.02.93 в Министерстве печати и информации Российской Федерации  
Учредитель: Российская академия наук

Адрес издателя: 117997 Москва, Профсоюзная ул., 90  
Отпечатано в ППП "Типография "Наука", 121099, Москва, Шубинский пер., 6