

УДК 631.467+631.468:[212.3](470.13)

КУДРИН Алексей Александрович, кандидат биологических наук, младший научный сотрудник отдела экологии животных Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (г. Сыктывкар). Автор 25 научных публикаций

ДОЛГИН Модест Михайлович, доктор биологических наук, профессор, заведующий отделом экологии животных Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (г. Сыктывкар). Автор 221 научной публикации, в т. ч. 20 монографий и трех учебных пособий

КОЛЕСНИКОВА Алла Анатольевна, кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник отдела экологии животных Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (г. Сыктывкар). Автор 125 научных публикаций, в т. ч. 15 монографий

КОНАКОВА Татьяна Николаевна, кандидат биологических наук, младший научный сотрудник отдела экологии животных Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (г. Сыктывкар). Автор 28 научных публикаций

ТАСКАЕВА Анастасия Анатольевна, кандидат биологических наук, научный сотрудник отдела экологии животных Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (г. Сыктывкар). Автор 70 научных публикаций, в т. ч. 10 монографий

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОЧВЕННОЙ ФАУНЫ В СОСНОВЫХ ЛЕСАХ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ (Республика Коми)¹

Неравномерность пространственного распределения является одной из наиболее типичных черт почвенного биотического комплекса. Однако до сих пор многие аспекты формирования данного явления остаются не до конца изученными. Современный методологический аппарат, оперирующий пространственно зависимыми данными, в определенной степени позволяет раскрыть факторы, определяющие гетерогенность распределения почвенных животных в почве, учитывая не только линейные, но и нелинейные связи. В связи с этим цель наших исследований заключалась в выявлении связи пространственного распределения почвенных беспозвоночных с факторами среды на уровне биогеоценоза в различных типах сосновых лесов северной тайги Республики Коми. Исследования показали, что почвенные беспозвоночные сосновых лесов характеризуются значительной агрегированностью распределения, которая на ландшафтном уровне

¹ Работа выполнена при поддержке программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН, проект № 12-Т-4-1001, и молодых ученых и аспирантов УрО РАН, проект №14-4-НП-89.

в большей степени определяется режимом увлажнения, а на биоценотическом – температурой, кислотностью и мощностью подстилки. При этом реакции отдельных групп почвенных животных в ряде случаев значительно отличаются друг от друга. Связь в пространстве таких групп, как нематоды, коллемболы и личинки двукрылых, указывает на определенную роль биотических взаимодействий в распределении почвенных животных.

Ключевые слова: нематоды, коллемболы, почвенная мезофауна, влажность, температура почвы, кислотность почвы, биотические отношения, сосновые леса, северная тайга.

Введение. В таежных экосистемах почвенные беспозвоночные составляют 90–95 % биомассы и числа видов животных, населяющих ландшафт [6]. Они являются важными агентами биологического круговорота, существенно ускоряют переход из растительного опада в почву таких элементов, как калий, кальций, магний, натрий, а также стимулируют деятельность сапрофитного комплекса. В то же время беспозвоночные, постоянно участвуя в создании почвы, сами находятся в теснейшей зависимости от ее свойств, которые прямо или косвенно определяют их пространственное распределение [2].

Горизонтальная структура биоценоза – это горизонтальное распределение особей видов или их микрогруппировок, образующих различного рода узорчатость, мозаичность и пятнистость. Для большинства почвенных беспозвоночных свойственно агрегированное или диффузное распределение, которое определяется прежде всего неоднородностью их среды обитания. Так, характеристики почвы вокруг деревьев значительно отличаются от характеристик других участков [22, 12], что приводит к неравномерному распределению нематод, реагирующих на данные свойства почв [23]. Горизонтальное размещение коллембол в лесных экосистемах характеризует приуроченность основной части их группировок к прикомлевым участкам, отличающимся большей мощностью подстилки [15, 14]. Для формирования группировок жужелиц большое значение имеет влажность почвы, мощность мохового покрова и богатство травянистой растительности [26, 21]. Для стафилинид лимитирующим фактором в

первую очередь является влажность среды. При равномерном увлажнении биотопа стафилиниды более равномерно распределены по площади, при иссушении биотопа жуки сосредотачиваются на наиболее увлажненных участках [3]. Неравномерность распределения почвенных беспозвоночных в природных экосистемах обусловлена также особенностями микрорельефа [4], кислотностью, увлажненностью [9, 16] и теплообеспеченностью почвы [1].

К настоящему времени накоплен большой объем данных о влиянии на почвенные организмы различных факторов среды, определяющих не только границы существования тех или иных видов животных, но и их пространственное распределение, однако при этом недостаточно раскрыта связь пространственного распределения организмов с биотическими отношениями, которые также в значительной степени определяют их агрегированность. Экологические факторы в природе действуют на живые организмы комплексно, в связи с этим роль одного и того же фактора может изменяться в зависимости от типа биотопа, географического положения и т. д. К тому же современный методологический аппарат, оперирующий пространственно зависимыми данными, позволяет довольно точно определять совпадение в пространстве исследуемых характеристик и, соответственно, учитывать не только линейные, но и нелинейные связи [13].

Цель наших исследований состояла в выявлении связи пространственного распределения почвенных беспозвоночных с факторами среды на уровне биогеоценоза в различных типах сосновых лесов северной тайги Республики Коми.

Материалы и методы. Исследования проведены в июле 2012 года на правом берегу реки Печоры в районе деревни Конецбор (Печорский район Республики Коми, северная тайга, 57°38' E, 64°51' N). Изучена почвенная фауна сосняка багульниково-сфагнового (СБС); сосняка зеленомошного (СЗ); сосняка зеленомошно-лишайникового (СЗЛ). В лесах каждого типа был выделен участок 25×20 м, на котором по регулярной сетке отбирали 25 почвенных проб 5×5×10 см (на нематод) и 10×10×10 см (на других беспозвоночных). Экстракцию нематод осуществляли при помощи модифицированного метода Бермана с экспозицией 48 часов. Нематод фиксировали горячим (80 °С) раствором формалина с массовой долей 4 %. Экстракцию микроартропод осуществляли по общепринятой методике с использованием эклекторов Берлезе–Тульгрена. Мезофауну разбирали вручную с последующей выгонкой на эклекторах. В каждой почвенной пробе определяли полевую влажность, температуру на момент отбора, мощность подстилки, рН и содержание Са.

Статистическую обработку результатов проводили при помощи программы «Statistica 6.0». Для всех параметров определяли среднее значение и коэффициент вариации. Достоверность различий между участками оценивали при помощи критерия Манна–Уитни с поправкой Бонферрони при $p < 0,05$. Оценку связи пространственного распределения почвенных беспозвоночных с факторами среды проводили с помощью SADIE-анализа, позволяющего сопоставлять в пространстве кластеры областей сходных значений факторов. Показатель χ SADIE и значимость его отличия от нуля рассчитывали при помощи программы SADIEShell 1.22 [18]. Показатель $\chi > 0$ указывает на наличие положительной связи между двумя параметрами в пространстве, $\chi < 0$ – отрицательной. Положительные корреляции достоверны при $p > 0,975$, а отрицательные – при $p < 0,025$. Программа работает только с целыми числами, поэтому при использовании почвенных параметров для расчета показателя χ SADIE их переводили в целые числа [13].

Результаты исследования.

Почвенные параметры и численность почвенных беспозвоночных.

Почвы исследуемых сосняков характеризовались довольно высокой кислотностью, мощность подстилки варьировала от 5,1 см до 7,4 см, температура почвы – от 14 до 16 °С (табл. 1). СБС характеризовался более высокой степенью увлажнения, что приводило к достоверному отличию его параметров от параметров остальных участков.

СЗ и СЗЛ имели сходные физико-химические характеристики почвы. Содержание Са на участках СБС и СЗ одинаковое, более низкое – на участке СЗЛ. Мощность подстилки увеличивалась в ряду СЗЛ – СЗ – СБС (табл. 1). Наиболее сильно варьировала влажность почвы, коэффициент варьирования достигал 75 % в СБС.

Коллемболы были наиболее обильны в почве СБС, а нематоды – на участках СЗ и СЗЛ. Численность же макрофауны не отличалась в разных типах леса. Для всех исследуемых почвенных беспозвоночных в сосновых лесах отмечено агрегированное распределение, на что указывает коэффициент вариации (табл. 1).

Влияние абиотических и биотических факторов на численность и пространственное распределение почвенных беспозвоночных. В СБС на неравномерность распределения нематод в пространстве влияют температура почвы и мощность подстилки, коллембол и стафилинид – мощность подстилки, жужелиц – кислотность почвы, щелкунов – содержание Са, мягкотелок – температура почвы. В СЗ перечисленные выше абиотические факторы не сказываются на распределении нематод и коллембол, тогда как распределение стафилинид в этом сосняке зависит от кислотности почвы, щелкунов – от температуры почвы, мягкотелок – от мощности подстилки. В СЗЛ агрегированное распределение нематод и жужелиц связано с температурой почвы, коллембол – с температурой почвы и содержанием Са, стафилинид и мягкотелок – с мощностью подстилки, двукрылых – с влажностью почвы (табл. 2).

SADIE-АНАЛИЗ СВЯЗИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ С АБИОТИЧЕСКИМИ ФАКТОРАМИ СРЕДЫ, χ^2

Организмы	Полевая влажность, %	Температура почвы, °С	Мощность подстилки, см	pH	Ca, ммоль/100 г
<i>Сосняк багульниково-сфагновый</i>					
Nematoda	0,02/0,454	-0,32/0,932*	-0,34/0,947	-0,03/0,544	0,03/0,440
Collembola	0,07/0,627	-0,04/0,576	-0,43/0,977	0,16/0,218	-0,18/0,788
Мезофауна	-0,03/0,561	-0,02/0,533	-0,22/0,832	-0,15/0,742	-0,02/0,530
Staphylinidae	-0,34/0,923	0,31/0,090	-0,52/0,986	0,05/0,413	-0,39/0,960*
Carabidae	-0,01/0,510	-0,45/0,970*	0,36/0,090	-0,46/0,991	-0,13/0,690
Elateridae	-0,26/0,896	-0,07/0,628	-0,14/0,749	-0,04/0,570	-0,38/0,963*
Cantharidae	-0,31/0,912	-0,38/0,953*	0,11/0,326	-0,25/0,884	-0,02/0,530
Diptera	0,25/0,130	0,03/0,433	-0,08/0,645	0,27/0,131	-0,09/0,670
<i>Сосняк зеленомошный</i>					
Nematoda	0,27/0,091	0,03/0,445	0,07/0,330	-0,14/0,754	0,27/0,109
Collembola	-0,13/0,723	-0,23/0,852	0,10/0,337	-0,15/0,735	0,31/0,916
Мезофауна	-0,14/0,752	0,14/0,262	-0,07/0,644	-0,01/0,517	-0,08/0,639
Staphylinidae	-0,02/0,538	0,14/0,271	0,18/0,203	-0,45/0,987	0,13/0,286
Carabidae	0,23/0,142	-0,20/0,844	-0,10/0,685	0,20/0,185	-0,05/0,574
Elateridae	0,14/0,269	-0,40/0,975	-0,29/0,878	0,07/0,380	-0,32/0,923
Cantharidae	-0,22/0,842	0,34/0,053	-0,37/0,954*	0,10/0,336	-0,09/0,625
Diptera	0,03/0,431	-0,05/0,592	0,00/0,492	-0,06/0,632	0,24/0,622
<i>Сосняк зеленомошно-лишайниковый</i>					
Nematoda	0,30/0,080	0,48/0,009	0,07/0,350	-0,10/0,680	-0,02/0,533
Collembola	-0,03/0,500	-0,35/0,931*	-0,06/0,600	-0,30/0,890	0,37/0,051*
Мезофауна	-0,03/0,560	-0,02/0,530	-0,22/0,830	-0,15/0,740	0,05/0,411
Staphylinidae	0,09/0,392	0,24/0,130	-0,33/0,932*	0,02/0,455	0,01/0,512
Carabidae	-0,24/0,872	-0,39/0,922	0,32/0,086	0,19/0,188	-0,08/0,642
Elateridae	-0,29/0,917	0,13/0,269	0,14/0,249	0,21/0,168	0,00/0,502
Cantharidae	0,26/0,110	0,11/0,323	-0,46/0,982	-0,12/0,702	0,07/0,365
Diptera	0,49/0,012	-0,12/0,700	-0,10/0,667	-0,41/0,961	0,33/0,062*

Примечание. Выделены статистически достоверные величины: для положительных корреляций – $p < 0,025$, для отрицательных – $p > 0,975$; * – значения условно достоверны.

Выявлены условные корреляции между различными таксонами почвенных беспозвоночных в СЗ и СЗЛ. В СЗ наблюдается корреляция между численностью стафилинид и жуужелиц, которые в относительно одинаковых

условиях, являясь хищниками, конкурируют друг с другом, а в СЗЛ – между численностью нематод, коллембол и двукрылых, представляющих собой сапротрофный блок в цепях питания. В СЗ влияние биотических отношений

на пространственное распределение беспозвоночных выражено сильнее. Существуют положительные корреляции между численностью коллембол и стафилинид, щелкунов и стафилинид, жужелиц и мягкотелок. Отрицательная корреляция отмечается между численностью мягкотелок и двукрылых насекомых (*табл. 3*).

Обсуждение результатов. Для всех природных систем свойственна пространственная неоднородность [13, 24]. В обследованных нами сосновых лесах также отмечено варьирование значений почвенных параметров и численности почвенных беспозвоночных (*табл. 1*). При этом численность организмов изменяется сильнее, чем почвенные параметры, что обусловлено особенностями биологических объектов. Неравномерность в распределении беспозвоночных определяется не одним, а совокупностью экологических факторов, при этом степень воздействия того или иного фактора зависит от широкого спектра условий [19, 17]. По нашим данным, значимость влияния влажности почвы изменяется при смене масштаба исследования от ландшафтного (совокупность биогеоценозов) до биоценотического уровня.

В ландшафтном масштабе исследованные группы почвенных организмов тяготеют к выделам с определенными условиями увлажнения. При этом почвенные нематоды приурочены к участкам с невысокой степенью увлажнения, тогда как коллемболы, напротив, к переувлажненным (*табл. 2*). Отличия в реакциях различных групп микрофауны можно объяснить тем, что нематоды обитают в пленочной влаге на поверхности поровых пространств, которая долго сохраняется при иссушении почвы [27], а переувлажнение приводит к нарушению их двигательной активности [25]. Коллемболы же являются гигрофилами, обитают непосредственно в порах почвы, имеют фрагментарную кутикулу, что делает их высокочувствительными к дефициту влаги [5]. Отсутствие четкой приуроченности мезофауны к участкам с определенной влажностью, вероятно, обусловлено различной экологической характеристикой групп, в нее входящих.

На уровне отдельного биогеоценоза различия в степени увлажненности почвы перестают оказывать значительное воздействие на пространственную неоднородность почвенной фауны. Подобное явление объясняется меньшими флуктуациями данного фактора в пределах каждого участка (CV изменяется от 35 % до 75 % в зависимости от типа биотопа) по сравнению с изменением влажности на всех участках (CV 110 %), что согласуется с результатами других исследователей, полученными при изучении коллембол [11]. Другие почвенные параметры имеют большее значение. Так, изменение температуры почвы на 4–5 °С в пределах отдельного участка определяет пространственную гетерогенность нематод, коллембол, жужелиц, мягкотелок и щелкунов (*табл. 2*). При этом большинство выявленных корреляций имеет отрицательный характер. Вероятно, почвенные беспозвоночные избегают участков с повышенной температурой в летний период, хотя весной, при прогревании верхнего слоя почвы до плюс 8–9 °С, наблюдается активная миграция крупных беспозвоночных в лесную подстилку из более холодных нижних почвенных горизонтов [8]. Мощность подстилки оказывает влияние на распределение таких групп, как нематоды, коллемболы, стафилиниды и мягкотелки (*табл. 2*). Для групп микрофауны подобная отрицательная зависимость прослеживается только в СБС. Возможно, это связано с типом подстилки, представленной сфагновыми мхами, и стратификацией микрофауны, что приводит к уменьшению средней численности нематод и коллембол с увеличением мощности мохового покрова. Для групп мезофауны отрицательная корреляция с этим параметром выявлена во всех рассмотренных сосняках. Ранее было показано, что иссушение лесной подстилки ксеро- и ксеромезофитных сосняков в летний период обуславливает миграцию хищников и сапрофагов (мигрирует от 30 до 100 % особей) в более глубокие и влажные почвенные горизонты [8]. В мезо- и мезогигрофитных сосняках, почва которых содержит достаточное количество влаги и защищена от высыхания

Таблица 3

SADIE-АНАЛИЗ СВЯЗИ МЕЖДУ РАЗЛИЧНЫМИ ГРУППАМИ ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ, μP

Nematoda	Collembola	Staphylinidae	Carabidae	Elateridae	Santharidae	Diptera
Сосняк багульниково-сфагновый						
Nematoda	0,18/0,193	-0,02/0,537	-0,16/0,757	-0,18/0,785	-0,15/0,775	-0,02/0,549
Collembola		0,43/0,04*	0,09/0,342	0,10/0,327	0,32/0,073	-0,03/0,563
Staphylinidae			0,14/0,257	0,33/0,057*	0,14/0,257	-0,18/0,798
Carabidae				0,26/0,111	0,60/0,002	-0,22/0,843
Elateridae					0,15/0,249	-0,18/0,771
Cantharidae						-0,52/0,994
Diptera						
Сосняк зеленомошный						
Nematoda	0,16/0,222	0,11/0,294	-0,02/0,535	0,07/0,359	0,07/0,371	0,04/0,404
Collembola		-0,10/0,687	0,06/0,598	-0,13/0,711	-0,30/0,904	-0,08/0,398
Staphylinidae			-0,32/0,959*	-0,11/0,693	0,01/0,419	-0,05/0,590
Carabidae				0,16/0,237	-0,28/0,909	-0,01/0,506
Elateridae					-0,13/0,712	-0,12/0,701
Cantharidae						-0,17/0,783
Diptera						
Сосняк зеленомошно-лишайниковый						
Nematoda	-0,16/0,747	-0,10/0,689	-0,30/0,895	0,07/0,362	0,11/0,291	0,37/0,050*
Collembola		0,10/0,321	0,11/0,317	-0,19/0,874	0,24/0,161	0,32/0,092*
Staphylinidae			0,17/0,203	-0,22/0,844	0,35/0,046*	0,01/0,501
Carabidae				-0,19/0,802	-0,03/0,566	-0,01/0,524
Elateridae					-0,20/0,816	-0,09/0,666
Cantharidae						0,32/0,090
Diptera						

Примечание: выделены статистически достоверные величины: для положительных корреляций – $p < 0,025$, для отрицательных – $p > 0,975$; * – значения условно достоверны.

мощной оторфованной подстилкой, вертикальные перемещения сапрофагов незначительны: мигрирует всего 10–12 % особей, тогда как миграция зоофагов существенна. Кислотность почвы в пределах различных участков практически не оказывает заметного эффекта на пространственное распределение почвенных беспозвоночных. Только жужелицы и стафилиниды избегают участков с более высокими значениями рН почвы (табл. 2), что подтверждается данными предыдущих исследований [7].

При изучении механизмов воздействия различных факторов на пространственную неоднородность распределения почвенных организмов стоит учитывать и возможность опосредованного влияния факторов через их воздействие на компоненты почвы как абиотического, так и биотического происхождения, но для определения подобных реакций необходимы специальные эксперименты.

Тем не менее помимо абиотических факторов среды для почвенной биоты весьма характерны межгрупповые (межвидовые) взаимодействия [20, 10]. Однако интерпретация данных связей затруднена их сложностью. В проведенном исследовании совпадения в пространстве кластеров исследуемых групп почвенных организмов отмечены в небольшом ряде случаев (табл. 3). Так, обнаруженная связь между распределением двукрылых, нематод и коллембол в СЗЛ, вероятно, обусловлена наличием участков интенсивного разложения

органики, где складываются благоприятные условия для питания данных групп почвенных организмов. Слабая связь в пространстве между исследованными группами беспозвоночных, возможно, указывает на отсутствие в анализе других групп, например, почвенных микроорганизмов. Именно они являются основным источником питания для представителей почвенной микрофауны и могут оказать более сильное влияние на горизонтальное распределение беспозвоночных, чем иные факторы среды [20].

Закключение. Пространственное (горизонтальное) распределение рассмотренных групп беспозвоночных в сосняках подзоны северной тайги является агрегированным, но такой тип распределения для нематод, коллембол и различных групп крупных беспозвоночных имеет отличительные особенности как для самих изученных групп, так и сосняков разного типа. Значение степени увлажнения почвы на пространственное распределение беспозвоночных снижается при смене масштабов исследования от ландшафтного до биоценотического уровня. Влияние на пространственную неоднородность распределения отдельных групп почвенных беспозвоночных оказывают не только температура и кислотность почвы, мощность подстилки, но и наличие биотических взаимодействий между почвенными организмами, как правило, основанных на трофических связях.

Список литературы

1. Ананина Т.Л. К оценке влияния метеорологических факторов на динамику численности жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Баргузинского хребта (Северное Прибайкалье) // *Фундаментальные проблемы и практика: сб. науч. тр. Томск, 2010. Т. 1, № 4. С. 6.*
2. Биологическое разнообразие Республики Коми / под ред. В.И. Пономарёва, А.Г. Татарина. Сыктывкар, 2012. 264 с.
3. Воинков А.А. Фауна и экология стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) Селенгинского среднегорья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2007. 23 с.
4. Воробьёва И.Г. Структура животного населения почв средней тайги Приенисейского региона: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2002. 21 с.
5. Гиляров М.С. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше. М., 1970. 276 с.

БИОЛОГИЯ

6. *Гиляров М.С.* Коллемболы, их место в системе, особенности и значение // Фауна и экология ногохвосток (Collembola). М., 1984. С. 3–11.
7. *Конакова Т.Н., Колесникова А.А., Долгин М.М.* Разнообразие и экология жуужелиц (Coleoptera: Carabidae) в среднетаежных лесах Республики Коми // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2010. Т. 115, Вып. 2. С. 9–16.
8. *Кривоуцкий Д.А., Рубцова З.И.* Зависимость формирования почвенной мезофауны сосняков и лиственничников от гидротермического режима почвы // Влияние гидрологического режима на структуру и функционирование биогеоценозов: тез. докл. Всесоюз. совещ. Сыктывкар, 1987. С. 130–131.
9. *Кузнецова Н.А.* Влажность и распределение коллембол // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 2. С. 239–247.
10. *Кузнецова Н.А.* Многолетняя динамика популяций коллембол в лесной и производной экосистемах // Зоол. журн. 2007. Т. 86, № 1. С. 30–43.
11. *Кузнецова Н.А., Сараева А.К.* Влияние абиотических факторов на распределение почвенных коллембол (Collembola) на разных пространственных шкалах // Материалы XIV съезда Рус. энтомол. общества. СПб., 2012. С. 230.
12. *Мина В.Н.* Выщелачивание некоторых веществ атмосферными осадками из древесных растений // Почвоведение. 1965. № 6. С. 7–17.
13. Пространственная экология почвенных животных / под ред. Г.В. Добровольского. М., 2007. 175 с.
14. *Таскаева А.А., Долгин М.М.* Пространственное распределение коллембол и их динамика в среднетаежном ельнике черничном // Изв. Самар. НЦ РАН. 2010. Т. 12, № 1. С. 103–107.
15. *Чернова Н.М.* Принципы количественного анализа населения коллембол // Фауна и население ногохвосток (Collembola). М., 1984. С. 29–46.
16. *Шарова И.Х., Филлипов Б.Ю.* Экология жуужелиц лесов в дельте Северной Двины. Архангельск, 2004. 116 с.
17. *Berg M., Bengtsson J.* Temporal and Spatial Variability in Soil Food Web Structure // *Oikos*. 2007. № 116. P. 1789–1804.
18. *Conrad K.F.* SADIShell. Version 1.22 / K.F. Conrad, IACR Rothamsted. [S. l.], 2001.
19. *Ettema C.H., Wardle D.A.* Spatial Soil Ecology // *Trends in Ecology and Evolution*. 2002. Vol. 17, № 4. P. 177–183.
20. *Ferguson S.H., Joly D.O.* Dynamics of Springtails and Mite Populations: The Role of Density Dependence, Predation, and Weather // *Ecological Entomology*. 2002. Vol. 27. P. 565–573.
21. *Ings T.C., Hartley S.E.* The Effect of Habitat Structure on Carabid Communities during the Regeneration of a Native Scottish Forest // *Forest Ecology and Management*. 1999. Vol. 119. P. 123–136.
22. *Jamison V.C.* The Slow Reversible Drying of Sandy Surface Soils beneath Citrus Trees in Central Florida // *Proceeding of the Soil Science Society of America*. 1942. Vol. 7. P. 567–579.
23. *Klironomos J.N., Rillig M.C., Allen M.F.* Designing Belowground Field Experiments with the Help of Semi-Variance and Power Analyses // *Applied Soil Ecology*. 1999. Vol. 12. P. 227–238.
24. *Ponge J.F., Salmon S.* Spatial and Taxonomic Correlates of Species and Species Traits Assemblages in Soil // *Pedobiologia*. 2013. Vol. 56. P. 129–136.
25. *Soriano I.R.S., Prot J.C., Matias D.M.* Expression of Tolerance for *Meloidogyne graminicola* in Rice Cultivars as Affected by Soil Type and Flooding // *J. of Nematology*. 2000. Vol. 32. P. 309–317.
26. The Influence of Soil Type and Pine Species on the Carabid Community of a Plantation Forest with a History of Pine Beauty Moth Infestation / P.J. Walsh, K.R. Day, S.R. Leather, A. Smith // *Forestry*. 1993. Vol. 66. P. 135–146.
27. *Yeates G.W., Dando J.L., Shepherd T.G.* Pressure Plate Studies to Determine How Moisture Affects Access of Bacterial-feeding Nematodes to Food in Soil // *European J. of Soil Science*. 2002. Vol. 53. P. 355–365.

References

1. Ananina T.L. K otsenke vliyaniya meteorologicheskikh faktorov na dinamiku chislennosti zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) Barguzinskogo khrebtа (Severnoe Pribaykal'e) [Assessing the Impact of Meteorological Factors on the Population Dynamics of Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Barguzinsky Ridge (Northern Baikal Area)]. *Fundamental'nye problemy i praktika: sb. nauch. trudov* [Fundamental Issues and Practice: Collected Works]. Tomsk, 2010, vol. 1, no. 4, p. 6.

2. *Biologicheskoe raznoobrazie Respubliki Komi* [Biodiversity of the Komi Republic]. Ed. by Ponomarev V.I., Tatarinov A.G. Syktyvkar, 2012. 264 p.
3. Voinkov A.A. *Fauna i ekologiya stafilinid (Coleoptera, Staphylinidae) Selenginskogo srednegor'ya*: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk [Fauna and Ecology of Rove Beetles (Coleoptera, Staphylinidae) of the Selenginsky Middle Altitude Mountains: Cand. Biol. Sci. Diss. Abs.]. Ulan-Ude, 2007. 23 p.
4. Vorob'eva I.G. *Struktura zhivotnogo naseleniya pochv sredney taygi Prieniseyskogo regiona*: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk [The Structure of the Animal Population of the Middle Taiga Soils of the Yenisei Region: Cand. Biol. Sci. Diss. Abs.]. Moscow, 2002. 21 p.
5. Gilyarov M.S. *Zakonomernosti prispособleniy chlenistonogikh k zhizni na sushe* [Regularities of Arthropods' Adaptation to the Life on Land]. Moscow, 1970. 276 p.
6. Gilyarov M.S. Kollemboly, ikh mesto v sisteme, osobennosti i znachenie [Collembola, Their Place in the System, Peculiarities and Value]. *Fauna i ekologiya nogokhvostok (Collembola)* [The Fauna and Ecology of Springtails (Collembola)]. Moscow, 1984, pp. 3–11.
7. Konakova T.N., Kolesnikova A.A., Dolgin M.M. *Raznoobrazie i ekologiya zhuzhelits (Coleoptera: Carabidae) v srednetaezhnykh lesakh Respubliki Komi* [Diversity and Ecology of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) in the Middle Taiga Forests of the Komi Republic]. *Byull. MOIP. Otd. biol.*, 2010, vol. 115, iss. 2, pp. 9–16.
8. Krivolutskiy D.A., Rubtsova Z.I. *Zavisimost' formirovaniya pochvennoy mezofauny sosnyakov i listvennichnikov ot gidrotermicheskogo rezhima pochvy* [Dependence of Soil Mesofauna Formation in Pine and Larch Forests on the Hydrothermal Regime of the Soil]. *Vliyaniye gidrologicheskogo rezhima na strukturu i funktsionirovaniye biogeotsenozov: tez. dokl. Vsesoyuz. soveshch.* [Influence of Hydrological Regime on the Structure and Functioning of Biogeocenoses: Outline Reports of the All-Union Meeting]. Syktyvkar, 1987, pp. 130–131.
9. Kuznetsova N.A. *Vlazhnost' i raspredelenie kollembol* [Habitat Humidity and Collembolan Distribution]. *Zoologicheskiy zhurnal*, 2003, vol. 82, no. 2, pp. 239–247.
10. Kuznetsova N.A. *Mnogoletnyaya dinamika populyatsiy kollembol v lesnoy i proizvodnoy ekosistemakh* [Long-Term Dynamics of Collembolan Populations in Forest and Meadow Ecosystems]. *Zoologicheskiy zhurnal*, 2007, vol. 86, no. 1, pp. 30–43.
11. Kuznetsova N.A., Saraeva A.K. *Vliyaniye abioticheskikh faktorov na raspredelenie pochvennykh kollembol (Collembola) na raznykh prostranstvennykh shkalakh* [Influence of Abiotic Factors on the Distribution of Soil Springtails (Collembola) at Different Spatial Scales]. *Materialy XIV s"ezda Rus. entomol. obshchestva* [Proc. 14th Congress of the Russian Entomological Society]. St. Petersburg, 2012, p. 230.
12. Mina V.N. *Vyshchelachivaniye nekotorykh veshchestv atmosferynymi osadkami iz drevesnykh rasteniy* [Leaching of Certain Substances from Woody Plants by Precipitation]. *Pochvovedeniye*, 1965, no. 6, pp. 7–17.
13. *Prostranstvennaya ekologiya pochvennykh zhivotnykh* [Spatial Ecology of Soil Fauna]. Ed. by Dobrovol'skiy G.V. Moscow, 2007. 175 p.
14. Taskaeva A.A., Dolgin M.M. *Prostranstvennoye raspredelenie kollembol i ikh dinamika v srednetaezhnom el'nike chernichnom* [Spatial Distribution of Collembola and Their Dynamics in Bilberry Spruce Forest in the Middle Taiga (Komi Republic)]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*, 2010, vol. 12, no. 1, pp. 103–107.
15. Chernova N.M. *Printsipy kolichestvennogo analiza naseleniya kollembol* [Principles of Quantitative Analysis of Collembolan Population]. *Fauna i naseleniye nogokhvostok (Collembola)* [Fauna and Population of Springtails (Collembola)]. Moscow, 1984, pp. 29–46.
16. Sharova I.Kh., Filippov B.Yu. *Ekologiya zhuzhelits lesov v del'te Severnoy Dviny* [Ground Beetle Ecology in the Forests of the Northern Dvina Estuary]. Arkhangelsk, 2004. 116 p.
17. Berg M., Bengtsson J. *Temporal and Spatial Variability in Soil Food Web Structure*. *Oikos*, 2007, no. 116, pp. 1789–1804.
18. Conrad K.F. *SADIEShell. Version 1.22*. IACR Rothamsted, 2001.
19. Ettema C.H., Wardle D.A. *Spatial Soil Ecology*. *Trends in Ecology and Evolution*, 2002, vol. 17, no. 4, pp. 177–183.
20. Ferguson S.H., Joly D.O. *Dynamics of Springtails and Mite Populations: The Role of Density Dependence, Predation, and Weather*. *Ecological Entomology*, 2002, vol. 27, pp. 565–573.

21. Ings T.C., Hartley S.E. The Effect of Habitat Structure on Carabid Communities During the Regeneration of a Native Scottish Forest. *Forest Ecology and Management*, 1999, vol. 119, pp. 123–136.
22. Jamison V.C. The Slow Reversible Drying of Sandy Surface Soils Beneath Citrus Trees in Central Florida. *Proceeding of the Soil Science Society of America*, 1942, vol. 7, pp. 567–579.
23. Klironomos J.N., Rillig M.C., Allen M.F. Designing Belowground Field Experiments with the Help of Semi-Variance and Power Analyses. *Applied Soil Ecology*, 1999, vol. 12, pp. 227–238.
24. Ponge J.F., Salmon S. Spatial and Taxonomic Correlates of Species and Species Traits Assemblages in Soil. *Pedobiologia*, 2013, vol. 56, pp. 129–136.
25. Soriano I.R.S., Prot J.C., Matias D.M. Expression of Tolerance for *Meloidogyne graminicola* in Rice Cultivars as Affected by Soil Type and Flooding. *Journal of Nematology*, 2000, vol. 32, pp. 309–317.
26. Walsh P.J., Day K.R., Leather S.R., Smith A. The Influence of Soil Type and Pine Species on the Carabid Community of a Plantation Forest with a History of Pine Beauty Moth Infestation. *Forestry*, 1993, vol. 66, pp. 135–146.
27. Yeates G.W., Dando J.L., Shepherd T.G. Pressure Plate Studies to Determine How Moisture Affects Access of Bacterial-Feeding Nematodes to Food in Soil. *European Journal of Soil Science*, 2002, vol. 53, pp. 355–365.

Kudrin Aleksey Aleksandrovich

Institute of Biology, Komi Science Centre,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
(Syktyvkar, Russia)

Dolgin Modest Mikhailovich

Institute of Biology, Komi Science Centre,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
(Syktyvkar, Russia)

Kolesnikova Alla Anatolyevna

Institute of Biology, Komi Science Centre,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
(Syktyvkar, Russia)

Konakova Tatyana Nikolaevna

Institute of Biology, Komi Science Centre,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
(Syktyvkar, Russia)

Taskaeva Anastasiya Anatolyevna

Institute of Biology, Komi Science Centre,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
(Syktyvkar, Russia)

SPATIAL DISTRIBUTION PATTERNS OF SOIL FAUNA IN THE NORTHERN TAIGA PINE FORESTS (THE KOMI REPUBLIC)

Spatial heterogeneity is one of the most typical features of soil biota. However, the reasons for this phenomenon are still not fully understood. Modern methodologies, operating with space-dependent data, are to a certain extent able to reveal the factors determining the heterogeneity of soil fauna distribution in the soil, taking into account not only linear but also non-linear connections. Therefore, our aim was to identify the relation between the spatial distribution of soil invertebrates and environmental factors in various types of pine forests of the northern taiga of the Komi Republic. The research has shown that spatial distribution of soil invertebrates in pine forests is of aggregated type, which at the landscape level is largely determined by soil humidity and at the biocenotic one – by the temperature, acidity and

thickness of the ground litter. Reactions of certain groups of soil fauna in many cases differ significantly. Spatial interconnection of such groups as nematodes, springtails and Diptera larvae indicates a certain role of biotic interactions in the distribution of soil animals.

Keywords: *Nematoda, Collembola, soil mesofauna, humidity, soil temperature, soil acidity, biotic interaction, pine forest, northern taiga.*

Контактная информация:

Кудрин Алексей Александрович

адрес: 167982, г. Сыктывкар, ГСП-2, ул. Коммунистическая, д. 28;

e-mail: allkudrin@gmail.com

Долгин Модест Михайлович

адрес: 167982, г. Сыктывкар, ГСП-2, ул. Коммунистическая, д. 28;

e-mail: mdolgin@ib.komisc.ru

Колесникова Алла Анатольевна

адрес: 167982, г. Сыктывкар, ГСП-2, ул. Коммунистическая, д. 28;

e-mail: kolesnikova@ib.komisc.ru

Конакова Татьяна Николаевна

адрес: 167982, г. Сыктывкар, ГСП-2, ул. Коммунистическая, д. 28;

e-mail: konakova@ib.komisc.ru

Таскаева Анастасия Анатольевна

адрес: 167982, г. Сыктывкар, ГСП-2, ул. Коммунистическая, д. 28;

e-mail: taskaeva@ib.komisc.ru

Рецензент – *Болотов И.Н.*, доктор биологических наук, заместитель директора по научным вопросам Института экологических проблем Севера Уральского отделения РАН (г. Архангельск)