

Сообщества коллембол (Hexapoda, Collembola) хвойных лесов в зоне влияния целлюлозно-бумажного производства

А. А. ТАСКАЕВА

Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН
167982, Сыктывкар, ГСП-2, ул. Коммунистическая, 28
E-mail: taskaeva@ib.komisc.ru

Статья поступила 23.05.2021

После доработки 31.05.2021

Принята к печати 04.06.2021

АННОТАЦИЯ

Приведены результаты многолетних исследований населения коллембол в градиенте загрязнения сосновых и еловых лесов (средняя тайга) в зоне влияния целлюлозно-бумажного производства (АО “Монди СЛПК”, Республика Коми), основными поллютантами которого являются оксиды углерода, азота, серы, сероводород, минеральная пыль. Изучение проведено в период, когда суммарное количество выбросов составило 20–30 тыс. т (2003, 2007–2009 гг.) и спустя 10–15 лет после их сокращения в 2–3 раза – до 10 тыс. т (2018–2019 гг.). Показано, что после снижения выбросов достоверно увеличивается видовая насыщенность ногохвосток в зонах сильного и умеренного воздействия хвойных лесов, но их численность снижается во всех зонах, что может быть связано с погодными условиями. Установлено, что в сосновых лесах, особенно на фоновых участках, преобладают эуэдафические виды, а доля гемиедафических и поверхностно-обитающих видов возрастает в зоне сильного влияния. При этом спектр жизненных форм, биотопических групп, структура населения ногохвосток не претерпевают существенных изменений в течение 10 лет. В еловых лесах, напротив, выявлены различия по этим показателям между годами исследований, которые выражаются в смене доминирования видов, соответствующих им жизненных форм и биотопических групп. Наблюдаемые изменения в группировках ногохвосток еловых лесов, по-видимому, определяются изменением напочвенного покрова. В целом, наблюдается значительное улучшение состояния сообщества коллембол еловых лесов в зонах сильного и умеренного воздействия с 2003 по 2019 г.

Ключевые слова: промышленное загрязнение, динамика, ногохвостки, сосновые и еловые леса, Республика Коми.

В последние годы во многих странах отмечается снижение атмосферных выбросов промышленных предприятий, в том числе и лесопромышленного комплекса – крупнейшего предприятия в таежной зоне Республики Коми, основными поллютантами которого являются оксиды углерода, азота, серы,

сероводород, минеральная пыль [Торлопова, Робакидзе, 2012]. Осадки пыли в виде твердых частиц влияют на круговорот питательных веществ, особенно азота, за счет своего воздействия на бактерии и грибы, а оксиды азота и серосодержащие соединения приводят к изменению pH почвы, которые транс-

формируют ее основные функции [Grantz et al., 2003]. Поэтому нарушения, вызываемые переносимыми по воздуху загрязнителями, могут оказывать влияние на сообщества почвенной фауны, в том числе коллембол [Rusek, Marshall, 2000; Austruy et al., 2016], влияя на их распределение [Hågvar, Abrahamsen, 1990] и структуру сообществ [Kuznetsova, 2009; Santamaría et al., 2012].

Для целлюлозно-бумажного предприятия, расположенного в Республике Коми, в последние годы отмечено сокращение промышленных выбросов. Так, в 1999 г. суммарное количество выбросов составило 31 тыс. т, в 2006 г. – 20, а в 2015 г. уже 10 тыс. т [Робакидзе, Торлопова, 2018]. Такое сокращение теоретически должно положительно сказываться на почвенной фауне [Vorobeichik et al., 2019]. Однако работ, в которых исследованы изменения сообществ педобионтов после такого сокращения, практически нет. Более подробно изучены долгосрочные изменения сообществ коллембол при естественном зарастании лугов [Kuznetsova, 2007], в результате глобального потепления [Juceviča, Melecis, 2006; Daghighi et al., 2017], после вырубки леса, урбанизации или рекультивации промышленных отвалов [Chauvat et al., 2003; Dunger et al., 2004; Rzeszovsky, Sterzyńska, 2016]. Но эти работы имеют лишь косвенное отношение, так как касаются в основном первичных сукцессий. Исследований, посвященных реакции сообществ коллембол на изменение окружающей среды в условиях промышленного воздействия, основанных на долгосрочных наблюдениях, практически нет. К ним можно отнести только данные, полученные для альпийских экосистем [Rusek, 1993]. Поэтому долгосрочные экологические исследования заслуживают первоочередного внимания для понимания функционирования экосистемы в ответ на изменения окружающей среды [Rzeszovsky, Sterzyńska, 2016]. Проведенные ранее исследования сообществ ногохвосток в сосновых и еловых лесах в зоне влияния лесопромышленного комплекса показали, что группировки коллембол устойчивы к воздействию выбросов целлюлозно-бумажного предприятия, что проявляется в отсутствие значимых изменений структуры их населения [Таскаева, 2007, 2011; Долгин и др., 2012]. Таким образом, возмож-

ность повторения исследования на тех же участках, что и 10–15 лет назад, дает хорошую возможность оценить изменения, которые произошли в сообществах коллембол при сокращении промышленных выбросов. Для решения данного вопроса мы пытались определить: 1) вызывает ли сокращение выбросов целлюлозно-бумажного предприятия положительные изменения в разнообразии, структуре и составе сообществ почвообитающих ногохвосток в хвойных лесах; 2) отличается ли этот эффект в градиенте загрязнения сосновых и еловых лесов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сыктывкарский лесопромышленный комплекс (АО “Монди СЛПК”), расположенный на окраине г. Сыктывкара (в 20 км к северу), функционирует с 1969 г. и является крупнейшим предприятием целлюлозно-бумажного производства в европейской части России. Работы проведены в сосновых и еловых лесах черничного типа, расположенных к северу от источника загрязнения на расстоянии до 50 км в направлении доминирующей составляющей региональной розы ветров. Сосняки произрастают на иллювиально-гумусовых железистых подзолах, ельники – на текстурно-дифференцированных подзолистых почвах. В напочвенном покрове доминирует *Vaccinium myrtillus* L., в мохово-лишайниковом ярусе – зеленые мхи [Торлопова, Робакидзе, 2003]. По совокупности показателей жизненного состояния деревьев, древостоя, подроста и растений напочвенного покрова сосновые и еловые фитоценозы в районе аэротехногенного загрязнения на начальном этапе исследований характеризовались как слабо- и среднеповрежденные [Торлопова, Робакидзе, 2012; Робакидзе, Торлопова, 2018], а в 2018–2019 гг. – здоровые и слабоповрежденные [Оценка..., 2020]. Более подробное описание района и участков исследований дано в работе Н. В. Торлоповой, Е. А. Робакидзе [2003].

В районе выбросов предприятия условно выделены зоны с различным уровнем техногенной нагрузки. Первая зона сильного воздействия (далее зона I) включает территорию санитарно-защитной зоны (СЗЗ) предприятия от ее границы на 3,5 км, для которой отмечено превышение фоновых значений в раз-

ные годы исследований в 4–10 раз [Оценка..., 2020]. Зона значительного воздействия охватывает территорию от границы зоны I на расстояние до 6 км, зона умеренного воздействия – от 6 до 14 км на север и северо-восток от границ СЗЗ. Уровни загрязненности снежного покрова здесь превышают в 2–4 раза [Там же, 2020]. Последние две зоны были объединены в единую зону II, так как после проведения масштабной модернизации производства произошло сокращение их площадей на 30–40 %. Вследствие этого ряд участков, ранее отнесенных к зоне значительного воздействия, на период исследований в 2018–2019 гг. оказались в зоне умеренного влияния. Как показали предыдущие исследования [Торлопова, Робакидзе, 2003], максимальная концентрация выбросов сернистого ангидрида и неорганической пыли может быть выше предельно допустимых норм на расстоянии до 18 км. Поэтому в качестве фоновых участков выбраны хвойные леса, располагающиеся в 22–50 км к северу от предприятия.

Учеты коллембол в сосновых лесах выполнены в июне–июле 2007–2009, 2018 гг., в еловых лесах – в июне–июле 2003 и 2019 гг. В 2003, 2007–2009 гг. в каждой зоне отобрано по 10 проб площадью 25 см² по методу, разработанному Н. М. Черновой [Кузнецова, 2005] с учетом закономерностей распределения микроартропод в лесной подстилке. Пробы брали на всю глубину с разделением на два слоя – лесную подстилку и минеральные горизонты; в дальнейшем анализе данные по слоям были объединены. В 2018–2019 гг. размер пробы составил 100 см² без разделения на горизонты. Общий объем материала в сосновых лесах составил 100 проб (более 11 тыс. экземпляров), в еловых лесах – 110 проб (около 17 тыс. экземпляров).

Экстракцию осуществляли по общепринятой методике с использованием экстракторов Берлезе–Тульгрена в 96 %-м спирте в течение 7–10 дней – времени, достаточного для достижения воздушно-сухого состояния почвы. Коллембол из проб отсортировывали под бинокулярным микроскопом и определяли до вида при помощи определителей [Fjellberg, 1998, 2007; Potapov, 2001] под микроскопом Leica DM 4000 В. Под видовой насыщенностью понимали среднее число видов в одной пробе. Разнообразие и вы-

равненность видовой структуры оценивали при помощи индекса Шеннона (H) и Пиелоу (E). Жизненные формы коллембол выделяли согласно классификации С. К. Стебаевой [1970], структуру доминирования – по шкале Х.-Д. Энгельмана [Engelmann, 1978], биотопические группы – согласно Н. А. Кузнецовой [2005].

Для характеристики погодных условий использовали данные ближайшей метеостанции (г. Сыктывкар).

Почвенные образцы, отобранные в пределах одной зоны, рассматривались как повторности и поэтому объединялись для образования одной истинной повторности. Для каждого параметра рассчитывали среднее на участок и стандартную ошибку. Для оценки значимости различий между выборками использовали непараметрический критерий Манна – Уитни с поправкой Бонферрони при $p < 0,05$. Для выявления значимости различий по общей численности, видовой насыщенности, численности массовых видов между зонами загрязнения и периодами использовали двухфакторный дисперсионный анализ ANOVA. Перед проведением статистических анализов данные проверяли на нормальность распределения тестом Шапиро – Уилка. В случае распределения данных, отличного от нормального, численные данные преобразовывали путем логарифмирования ($y = \ln(x + 1)$). Ординация сообществ коллембол исследуемых участков получена методом неметрического многомерного шкалирования (NMDS) с использованием индекса Брея – Кертиса на основе относительного обилия видов. Статистическую обработку результатов проводили с помощью программ Statistica 6.0 и PAST 3.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Погода не сильно различалась между годами учетов. Однако 2019 г. был существенно холоднее и влажнее по сравнению с многолетними средними условиями (табл. 1).

Всего обнаружено 69 видов коллембол, 56 из которых зарегистрированы в сосновых, 60 – в еловых лесах. Полный список видов и их численность приведены в табл. 2 и 3.

Общая численность и видовая насыщенность сообществ коллембол в сосновых лесах зависели от расстояния до источника

Т а б л и ц а 1

Характеристика погодных условий за период с июня по июль в годы проведения исследований

Параметр	2003 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2018 г.	2019 г.	Среднее
Средняя температура, °С	15,0	15,4	16,8	15,3	16,5	14,5	15,6
Сумма осадков, мм	174,1	182,5	128,7	206,5	162,6	224,6	179,8
Число дней с осадками	28	32	23	31	25	34	29

Т а б л и ц а 2

Список видов и численность (экз./м² ± SE) коллембол в почвах сосновых лесов в зоне влияния целлюлозно-бумажного производства

Семейство / вид	Зона (расстояние до источника загрязнения, км)					
	фоновая (22–50)		II (4–14)		I (0–3,5)	
	2007–2009 гг.	2018 г.	2007–2009 гг.	2018 г.	2007–2009 гг.	2018 г.
1	2	3	4	5	6	7
Tullbergiidae						
<i>Mesaphorura krausbaueri</i> Börner, 1901	–	–	71 ± 49	–	22 ± 22	–
<i>M. macrochaeta</i> Rusek, 1976	300 ± 147	–	212 ± 115	–	22 ± 22	–
<i>M. yosii</i> (Rusek, 1967)	–	–	1306 ± 581 ^a	35 ± 22 ^b	67 ± 67	–
Onychiuridae						
<i>Hymenaphorura polonica</i> Pomorski, 1990	–	–	–	15 ± 11	–	–
<i>Oligaphorura absoloni</i> (Börner, 1901)	250 ± 94	33 ± 33	4247 ± 1426 ^a	100 ± 26 ^b	289 ± 101	20 ± 20
<i>Protaphorura bicampata</i> (Gisin, 1956)	–	–	341 ± 172	–	–	30 ± 30
<i>P. boedvarssoni</i> Pomorski, 1993	–	78 ± 66	3059 ± 606 ^a	100 ± 39 ^b	1111 ± 376	210 ± 74
<i>P. subarctica</i> (Martynova, 1976)	–	600 ± 176	–	370 ± 77	–	–
<i>Supraphorura furcifera</i> (Börner, 1901)	200 ± 117	289 ± 131	1212 ± 246	380 ± 107	178 ± 113	60 ± 30
Hypogastruridae						
<i>Willemia anophthalma</i> Börner, 1901	150 ± 134	55 ± 34	718 ± 169 ^a	90 ± 42 ^b	–	10 ± 10
<i>W. denisi</i> Mills, 1932	–	–	47 ± 47	–	–	–
<i>Xenylla brevicauda</i> Tullberg, 1869	–	–	3235 ± 3163	20 ± 20	–	–
Brachystomellidae						
<i>Brachystomella parvula</i> (Schäffer, 1896)	–	–	–	–	–	20 ± 13
Neanuridae						
<i>Friesea claviseta</i> Axelson, 1900	–	22 ± 15	–	–	–	–
<i>F. mirabilis</i> (Tullberg, 1871)	–	–	12 ± 12	–	–	–
<i>F. truncata</i> Cassagnau, 1958	–	–	–	–	–	30 ± 30
<i>Anurida</i> sp.	–	–	–	30 ± 15	–	–
<i>Micranurida pygmaea</i> Börner, 1901	–	–	5059 ± 4611	30 ± 16	–	–
<i>Pseudachorutes dubius</i> Krausbauer, 1898	–	–	–	60 ± 31	–	–
<i>Endonura reticulata</i> (Axelson, 1905)	–	167 ± 69	753 ± 255	165 ± 61	–	10 ± 10
<i>Grananurida baicalica</i> Rusek, 1991	–	55 ± 38	–	–	22 ± 22	20 ± 13
<i>Neanura muscorum</i> (Templeton, 1835)	150 ± 65	–	341 ± 68	230 ± 74	22 ± 22	20 ± 13
Odontellidae						
<i>Xenyllodes armatus</i> Axelson, 1903	–	–	282 ± 200	5 ± 5	–	–
Isotomidae						
<i>Anurophorus palaearticus</i> Potapov, 1997	–	66 ± 47	541 ± 323 ^a	695 ± 320 ^b	–	–

1	2	3	4	5	6	7
<i>Desoria blekeni</i> (Leinaas, 1980)	—	44 ± 17	729 ± 423	15 ± 11	—	110 ± 82
<i>D. hiemalis</i> (Schött, 1893)	900 ± 350	1189 ± 690	1306 ± 392 ^a	4820 ± 784 ^b	3778 ± 1600	2000 ± 917
<i>Folsomia amplissima</i> Potapov et Babenko, 2000	—	78 ± 78	—	25 ± 12	—	—
<i>F. diplophthalma</i> (Axelson, 1902)	—	22 ± 22	—	—	1889 ± 755	110 ± 99
<i>F. inoculata</i> Stach, 1947	—	—	—	—	—	10 ± 10
<i>F. quadrioculata</i> (Tullberg, 1871)	150 ± 134	489 ± 212	7035 ± 1907 ^a	710 ± 401 ^b	444 ± 228	—
<i>Isotoma viridis</i> Bourlet, 1839	400 ± 135	—	188 ± 86	70 ± 24	1978 ± 676	220 ± 84
<i>Isotomiella minor</i> (Schäffer, 1896)	7350 ± 2034	6455 ± 2058	22718 ± 4370 ^a	5390 ± 1391 ^b	8711 ± 1508 ^a	750 ± 203 ^b
<i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer, 1896)	2600 ± 510 ^a	22 ± 15 ^b	2612 ± 598	1530 ± 352	5756 ± 1490	2390 ± 412
<i>Pseudanurophorus binoculatus</i> (Kseneman, 1934)	—	22 ± 15	118 ± 55	110 ± 34	—	10 ± 10
Entomobryidae						
<i>Entomobrya nivalis</i> (Linnaeus, 1758)	—	44 ± 24	1353 ± 713	130 ± 64	—	70 ± 49
<i>E. marginata</i> (Tullberg, 1871)	—	—	71 ± 60	—	—	10 ± 10
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i> Tullberg, 1871	—	22 ± 15	12 ± 12	—	67 ± 48	10 ± 10
<i>L. lanuginosus</i> (Gmelin, 1790)	—	—	—	10 ± 10	44 ± 44	—
<i>L. lignorum</i> (Fabricius, 1793)	—	—	106 ± 106	—	22 ± 22	40 ± 35
<i>Orchesella flavescens</i> (Bourlet, 1839)	—	255 ± 120	35 ± 35	180 ± 76	—	20 ± 20
Tomoceridae						
<i>Tomocerus minutus</i> (Tullberg, 1876)	600 ± 388	—	—	15 ± 11	133 ± 56	120 ± 76
<i>T. sibiricus</i> Reuter, 1891	—	—	—	5 ± 5	89 ± 69	—
Neelidae						
<i>Megalothorax minimus</i> Willem, 1900	150 ± 94	11 ± 11	482 ± 218	115 ± 42	89 ± 89	20 ± 13
Sminthurididae						
<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer, 1898)	—	11 ± 11	—	10 ± 7	—	30 ± 21
Arrhopalitidae						
<i>Arrhopalites caecus</i> (Tullberg, 1871)	—	33 ± 16	—	—	—	—
<i>Pygmarrhopalites principalis</i> Stach, 1945	100 ± 58	22 ± 15	59 ± 30	95 ± 35	333 ± 242	420 ± 168
<i>P. secundarius</i> Gisin, 1958	—	—	12 ± 12	—	89 ± 69	20 ± 13
<i>P. sp.</i>	—	—	71 ± 60	15 ± 8	222 ± 130	—
Katiannidae						
<i>Sminthurinus aureus</i> (Lubbock, 1862)	—	—	—	—	—	550 ± 133
<i>S. concolor</i> (Meinert, 1896)	50 ± 45	—	—	—	222 ± 117	—
<i>S. igniceps</i> (Reuter, 1881)	—	—	59 ± 25	—	111 ± 63	—
<i>S. niger</i> (Lubbock, 1868)	—	55 ± 24	—	45 ± 33	—	30 ± 15
<i>S. trinotatus</i> Axelson, 1905	—	—	—	—	—	10 ± 10
Sminthuridae						
<i>Allacma fusca</i> (Linnaeus, 1758)	—	33 ± 16	—	15 ± 11	111 ± 111	—
<i>Sminthurus nigromaculatus</i> (Tullberg, 1841)	—	—	—	—	—	10 ± 10
Dicyrtomidae						
<i>Ptenothrix atra</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	—	—	—	10 ± 10
Общее число видов	14	26	33	34	26	33

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 3 прочерк — вид отсутствует, а, b — достоверные различия между годами исследований в пределах одной зоны на основе теста Манна — Уитни при $p < 0,05$, их отсутствие — достоверности не обнаружены.

Т а б л и ц а 3

**Список видов и численность (экз./м² ± SE) коллембол в почвах еловых лесов
в зоне влияния целлюлозно-бумажного производства**

Семейство / вид	Зона (расстояние до источника загрязнения, км)					
	фоновая (22–50)		II (4–14)		I (0–3,5)	
	2003 г.	2019 г.	2003 г.	2019 г.	2003 г.	2019 г.
1	2	3	4	5	6	7
Tullbergiidae						
<i>Mesaphorura krausbaueri</i> Börner, 1901	20 ± 20	160 ± 140	–	–	–	–
<i>M. macrochaeta</i> Rusek, 1976	100 ± 40	560 ± 228	13 ± 13	355 ± 70	–	233 ± 112
<i>M. yosii</i> (Rusek, 1967)	–	20 ± 20	–	–	–	–
Onychiuridae						
<i>Oligaphorura absoloni</i> (Börner, 1901)	180 ± 106	140 ± 67	53 ± 25	30 ± 15	–	–
<i>O. ursi</i> (Fjellberg, 1984)	–	35 ± 20	–	–	–	–
<i>P. boedvarssoni</i> Pomorski, 1993	740 ± 241	645 ± 193	2440 ± 401	1440 ± 272	1520 ± 453	1100 ± 368
<i>P. borealis</i> (Martynova, 1973)	–	60 ± 33	–	55 ± 21	–	–
<i>Supraphorura furcifera</i> (Börner, 1901)	2020 ± 345 ^a	50 ± 40 ^b	1547 ± 294 ^a	40 ± 17 ^b	1200 ± 382	467 ± 332
Hypogastruridae						
<i>Choreutinula inermis</i> (Tullberg, 1871)	140 ± 78	–	27 ± 27	–	240 ± 88	–
<i>Hypogastrura lapponica</i> (Axelson, 1902)	180 ± 61	–	40 ± 40	–	320 ± 237	–
<i>Willemia anophthalma</i> Börner, 1901	–	210 ± 76	67 ± 43	195 ± 69	–	–
<i>W. denisi</i> Mills, 1932	–	60 ± 44	–	–	–	11 ± 11
<i>Xenylla brevicauda</i> Tullberg, 1869	2380 ± 1096	–	–	–	–	–
<i>X. mucronata</i> Axelson, 1903	2320 ± 1443	–	–	–	–	–
Brachystomellidae						
<i>Brachystomella parvula</i> (Schäffer, 1896)	–	–	–	60 ± 31	–	–
Neanuridae						
<i>F. mirabilis</i> (Tullberg, 1871)	–	–	13 ± 13	–	–	–
<i>Anurida</i> sp.	20 ± 20	–	–	–	–	–
<i>Micranurida pygmaea</i> Börner, 1901	1160 ± 596	100 ± 46	–	10 ± 10	–	–
<i>Pseudachorutes dubius</i> Krausbauer, 1898	300 ± 126	50 ± 35	93 ± 41	–	40 ± 40	–
<i>P.</i> sp.	340 ± 113	–	–	–	–	–
<i>Endonura reticulata</i> (Axelson, 1905)	620 ± 227	50 ± 25	13 ± 13	40 ± 22	280 ± 120	89 ± 56
<i>Neanura muscorum</i> (Templeton, 1835)	140 ± 52	35 ± 20	13 ± 13	70 ± 30	80 ± 53	89 ± 42
Odontellidae						
<i>Xenyllodes armatus</i> Axelson, 1903	1700 ± 556 ^a	140 ± 53 ^b	40 ± 29 ^a	1180 ± 529 ^b	80 ± 53 ^a	1478 ± 824 ^b
Isotomidae						
<i>Anurophorus palaeartcticus</i> Potapov, 1997	660 ± 300	–	6067 ± 2682	445 ± 224	1320 ± 1234	11 ± 11
<i>Desoria blekeni</i> (Leinaas, 1980)	1120 ± 570	–	427 ± 193	–	240 ± 107	–
<i>D. hiemalis</i> (Schött, 1893)	2280 ± 1132	1030 ± 446	1187 ± 289	1610 ± 599	2240 ± 422 ^a	589 ± 254 ^b
<i>D. violacea</i> (Tullberg, 1876)	–	–	120 ± 75	960 ± 508	–	–
<i>Folsomia amplissima</i> Potapov et Babenko, 2000	–	475 ± 137	–	–	–	–
<i>F. diplophthalma</i> (Axelson, 1902)	–	–	27 ± 27	–	–	511 ± 155

1	2	3	4	5	6	7
<i>F. inoculata</i> Stach, 1947	—	440 ± 419	—	—	—	—
<i>F. manolachei</i> Bagnall, 1939	280 ± 116	—	520 ± 161	—	920 ± 527	—
<i>F. palaeartica</i> Potapov et Babenko, 2000	600 ± 229	840 ± 428	—	—	—	—
<i>F. quadrioculata</i> (Tullberg, 1871)	21620 ± 3775 ^a	2910 ± 745 ^b	15373 ± 2183 ^a	1060 ± 449 ^b	25560 ± 5149 ^a	511 ± 306 ^b
<i>Isotoma viridis</i> Bourlet, 1839	2540 ± 905 ^a	155 ± 55 ^b	3053 ± 1230 ^a	115 ± 95 ^b	6720 ± 3126 ^a	611 ± 164 ^b
<i>Isotomiella minor</i> (Schäffer, 1896)	12480 ± 2542	13605 ± 3069	5240 ± 942 ^a	12240 ± 3456 ^b	3080 ± 1856	3311 ± 747
<i>Parisotoma ekmani</i> (Fjellberg, 1977)	80 ± 47	—	—	—	—	—
<i>P. notabilis</i> (Schäffer, 1896)	4400 ± 1098	2970 ± 750	187 ± 89 ^a	765 ± 164 ^b	1760 ± 455 ^a	6778 ± 1893 ^b
<i>Pseudanurophorus binoculatus</i> (Kseneman, 1934)	—	690 ± 268	—	265 ± 53	—	233 ± 82
Entomobryidae						
<i>Entomobrya nivalis</i> (Linnaeus, 1758)	10280 ± 1940	—	787 ± 241 ^a	55 ± 32 ^b	1120 ± 695	—
<i>E. marginata</i> (Tullberg, 1871)	3280 ± 833	—	267 ± 123	—	160 ± 122	189 ± 189
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i> Tullberg, 1871	80 ± 37	—	67 ± 39	—	40 ± 40	133 ± 60
<i>L. lignorum</i> (Fabricius, 1793)	1120 ± 262	—	200 ± 71	40 ± 25	80 ± 53	67 ± 67
<i>Orchesella flavescens</i> (Bourlet, 1839)	960 ± 335	—	80 ± 40	395 ± 132	560 ± 287	—
Tomoceridae						
<i>Pogonognathellus flavescens</i> (Tullberg, 1871)	60 ± 33	—	13 ± 13	—	40 ± 40	—
<i>Tomocerus minutus</i> (Tullberg, 1876)	—	15 ± 15	—	20 ± 9	—	178 ± 57
<i>T. sibiricus</i> Reuter, 1891	—	—	13 ± 13	—	240 ± 171	—
Neelidae						
<i>Megalothorax minimus</i> Willem, 1900	—	75 ± 35	—	150 ± 76	—	22 ± 15
Sminthurididae						
<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer, 1898)	180 ± 61	60 ± 28	—	75 ± 50	—	11 ± 11
Arrhopalitidae						
<i>Arrhopalites caecus</i> (Tullberg, 1871)	—	—	—	5 ± 5	—	—
<i>Pygmarrhopalites principalis</i> Stach, 1945	60 ± 44	65 ± 44	13 ± 13	20 ± 12	—	67 ± 29
<i>P. secundarius</i> Gisin, 1958	140 ± 67	—	13 ± 13	—	—	—
Katiannidae						
<i>Sminthurinus aureus</i> (Lubbock, 1862)	—	30 ± 21	—	10 ± 7	—	89 ± 56
<i>S. igniceps</i> (Reuter, 1881)	100 ± 49	—	—	—	—	—
<i>S. niger</i> (Lubbock, 1868)	100 ± 49	—	—	—	—	—
<i>S. trinotatus</i> Axelson, 1905	—	—	—	5 ± 5	—	—
Sminthuridae						
<i>Allacma fusca</i> (Linnaeus, 1758)	120 ± 42	—	—	—	—	—
<i>Capraïnea marginata</i> (Schött, 1893)	40 ± 40	—	—	—	—	—
<i>Lippotrix lubbocki</i> (Tullberg, 1872)	20 ± 20	—	—	—	—	—
<i>Sminthurus nigromaculatus</i> (Tullberg, 1841)	—	—	—	—	—	11 ± 11
Dicyrtomidae						
<i>Ptenothrix atra</i> (Linnaeus, 1758)	20 ± 20	—	—	—	—	—
Общее число видов	41	29	30	29	23	24

Т а б л и ц а 4

**Оценка влияния зоны загрязнения и времени на обильные виды коллембол
в почвах сосновых лесов методом дисперсионного анализа**

Вид	Ранг по численности	Зона, $df = 2$		Время, $df = 1$		Зона x время, $df = 2$	
		F	p	F	p	F	p
<i>Isotomiella minor</i>	1	11,19	$< 10^{-5}$	52,12	$< 10^{-10}$	6,71	0,001
<i>Desoria hiemalis</i>	2	0,81	0,446	14,91	$< 10^{-4}$	1,80	0,170
<i>Parisotoma notabilis</i>	3	7,31	0,001	4,49	0,036	17,70	$< 10^{-7}$
<i>Folsomia quadrioculata</i>	4	7,98	$< 10^{-4}$	5,93	0,016	4,85	0,009
<i>Protaphorura boedvarssoni</i>	5	23,56	$< 10^{-9}$	35,98	$< 10^{-8}$	15,33	$< 10^{-6}$
<i>Micranurida pygmaea</i>	6	3,61	0,031	1,17	0,282	0,22	0,797
<i>Oligaphorura absoloni</i>	7	22,70	$< 10^{-9}$	32,50	$< 10^{-7}$	1,56	0,215
<i>Supraphorura furcifera</i>	8	10,98	$< 10^{-5}$	0,34	0,559	1,32	0,272
<i>Anurophorus palaearticus</i>	9	4,81	0,010	4,04	0,047	1,34	0,27
<i>Mesaphorura yosii</i>	10	6,02	0,003	8,16	0,005	1,15	0,32
<i>Entomobrya nivalis</i>	11	1,73	0,182	2,42	0,122	0,83	0,437
<i>Isotoma viridis</i>	12	7,76	$< 10^{-4}$	0,17	0,682	3,84	0,024
<i>Endonura reticulata</i>	13	11,92	$< 10^{-5}$	0,01	0,969	4,56	0,012
<i>Willemia anophthalma</i>	14	9,68	$< 10^{-4}$	2,41	0,123	1,69	0,189
Общая численность		13,35	$< 10^{-6}$	49,64	$< 10^{-10}$	1,56	0,214
Видовое богатство		12,56	$< 10^{-5}$	13,52	$< 10^{-3}$	1,68	0,190
Поверхностно-обитающая		1,17	0,313	3,07	0,082	1,44	0,243
Гемизафическая		10,83	$< 10^{-5}$	29,64	$< 10^{-7}$	2,75	0,069
Эузафическая		17,26	$< 10^{-7}$	66,57	$< 10^{-10}$	5,67	0,004

П р и м е ч а н и е. F – критерий Фишера; df – число степеней свободы для фактора; жирным шрифтом выделен $p < 0,05$.

Т а б л и ц а 5

Основные параметры населения коллембол в разных зонах загрязнения в разные годы

Параметр	Зона загрязнения					
	фоновая		II		I	
	2007–2009 ^p , 2003 ^s гг.	2018 ^p , 2019 ^s гг.	2007–2009 ^p , 2003 ^s гг.	2018 ^p , 2019 ^s гг.	2007–2009 ^p , 2003 ^s гг.	2018 ^p , 2019 ^s гг.
Сосновые леса						
Численность, тыс. экз./м ²	17,90 ± 5,20	10,20 ± 2,30	58,40 ± 14,80 ^a	15,60 ± 2,50 ^b	25,80 ± 3,30 ^a	7,40 ± 1,20 ^b
Видовая насыщенность	6,40 ± 0,70	9,50 ± 1,40	10,20 ± 0,50 ^a	11,90 ± 0,60 ^b	7,00 ± 0,40 ^a	10,50 ± 1,00 ^b
Индекс Шеннона, H	1,30 ± 0,09	1,28 ± 0,14	1,58 ± 0,06	1,59 ± 0,05	1,40 ± 0,04 ^a	1,67 ± 0,08 ^b
Индекс выравненности, E	0,62 ± 0,06	0,48 ± 0,09	0,51 ± 0,02	0,45 ± 0,03	0,62 ± 0,03	0,54 ± 0,04
Жизненная форма, тыс. экз./м ² :						
поверхностно-обитающая	1,60 ± 0,50	1,70 ± 0,70	7,60 ± 3,40	6,10 ± 1,00	6,40 ± 1,60	3,20 ± 1,00
гемизафическая	4,30 ± 1,10 ^a	0,90 ± 0,20 ^b	16,03 ± 5,80 ^a	3,00 ± 0,50 ^b	8,90 ± 2,00	3,10 ± 0,50
эузафическая	12,10 ± 4,40	7,50 ± 2,10	34,40 ± 6,90 ^a	6,60 ± 1,60 ^b	10,50 ± 1,90 ^a	1,10 ± 0,30 ^b
Еловые леса						
Численность, тыс. экз./м ²	75,00 ± 6,50 ^a	25,70 ± 4,40 ^b	38,00 ± 3,60 ^a	19,50 ± 4,00 ^b	47,80 ± 6,40 ^a	16,80 ± 2,90 ^b
Видовая насыщенность	16,90 ± 0,70 ^a	10,00 ± 0,80 ^b	8,60 ± 0,50 ^a	11,05 ± 0,60 ^b	10,80 ± 0,60	12,40 ± 1,20
Индекс Шеннона, H	1,93 ± 0,06 ^a	1,50 ± 0,10 ^b	1,38 ± 0,07	1,49 ± 0,08	1,44 ± 0,13	1,66 ± 0,11
Индекс выравненности, E	0,43 ± 0,02 ^a	0,51 ± 0,03 ^b	0,50 ± 0,03	0,42 ± 0,03	0,42 ± 0,05	0,45 ± 0,03
Жизненная форма, тыс. экз./м ² :						
поверхностно-обитающая	23,90 ± 3,40 ^a	1,30 ± 0,40 ^b	12,40 ± 3,00	5,30 ± 1,30	3,80 ± 0,90	1,70 ± 0,40
гемизафическая	35,50 ± 5,00 ^a	8,70 ± 1,40 ^b	16,20 ± 2,10 ^a	3,40 ± 0,80 ^b	28,70 ± 4,40 ^a	10,00 ± 2,00 ^b
эузафическая	15,5 ± 2,80	15,60 ± 3,40	9,40 ± 1,00	10,70 ± 3,80	5,80 ± 1,80	5,10 ± 1,10

П р и м е ч а н и е. p, s – сосновые и еловые леса соответственно; a, b – достоверные различия между годами исследований в пределах одной зоны на основе теста Манна – Уитни при $p < 0,05$, их отсутствие – достоверности не обнаружены.

загрязнения и от времени исследований (табл. 4). Отмечена тенденция к повышению этих показателей в зоне II, о чем свидетельствуют индексы разнообразия и выравненности (табл. 5). Из 14 наиболее многочисленных видов плотность популяций у 12 видов зависела от расстояния до источника загрязнения, 8 – от времени, для шести видов было значимо взаимодействие этих двух факторов (см. табл. 4). На всем градиенте преобладали эуэдафические ногохвостки, обилие которых особенно велико на фоновых участках (рис. 1, а). Численность представителей данной жизненной формы также значимо зависела от расстояния до источника загрязнения, времени и взаимодействия этих двух факторов (см. табл. 4). Относительное обилие гемиэдафической и поверхностно-обитающей

групп, напротив, увеличивалось в зоне I (см. рис. 1, а). Среди биотопических групп преобладали лесные виды – 73–87 % от общей численности в сосновых лесах фоновой территории и зоны II. В сосняке зоны I их доля в населении снижалась до 53 %, в то время как доля эвритопных видов возрастала до 38 % (рис. 2, а).

В почвах еловых лесов общая численность коллембол в большей степени зависела от времени исследований, в то время как видовая насыщенность – от расстояния до источника загрязнения и взаимодействия этих двух факторов (табл. 6). Кроме того, отмечено снижение этих показателей в зоне II в 2003 г., в то время как в 2019 г. численность ногохвосток закономерно снижалась в зоне I, а видовая насыщенность, напротив, увеличи-

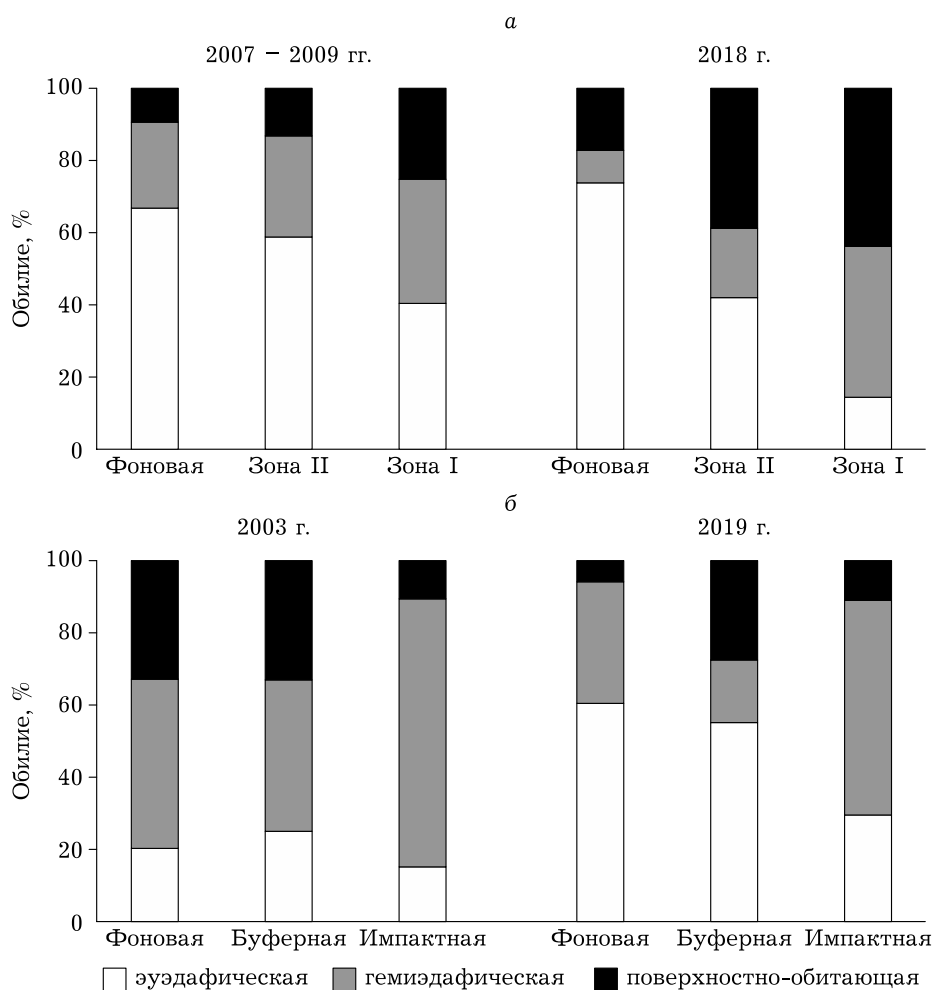


Рис. 1. Соотношение жизненных форм коллембол в сосновых (а) и еловых (б) лесах

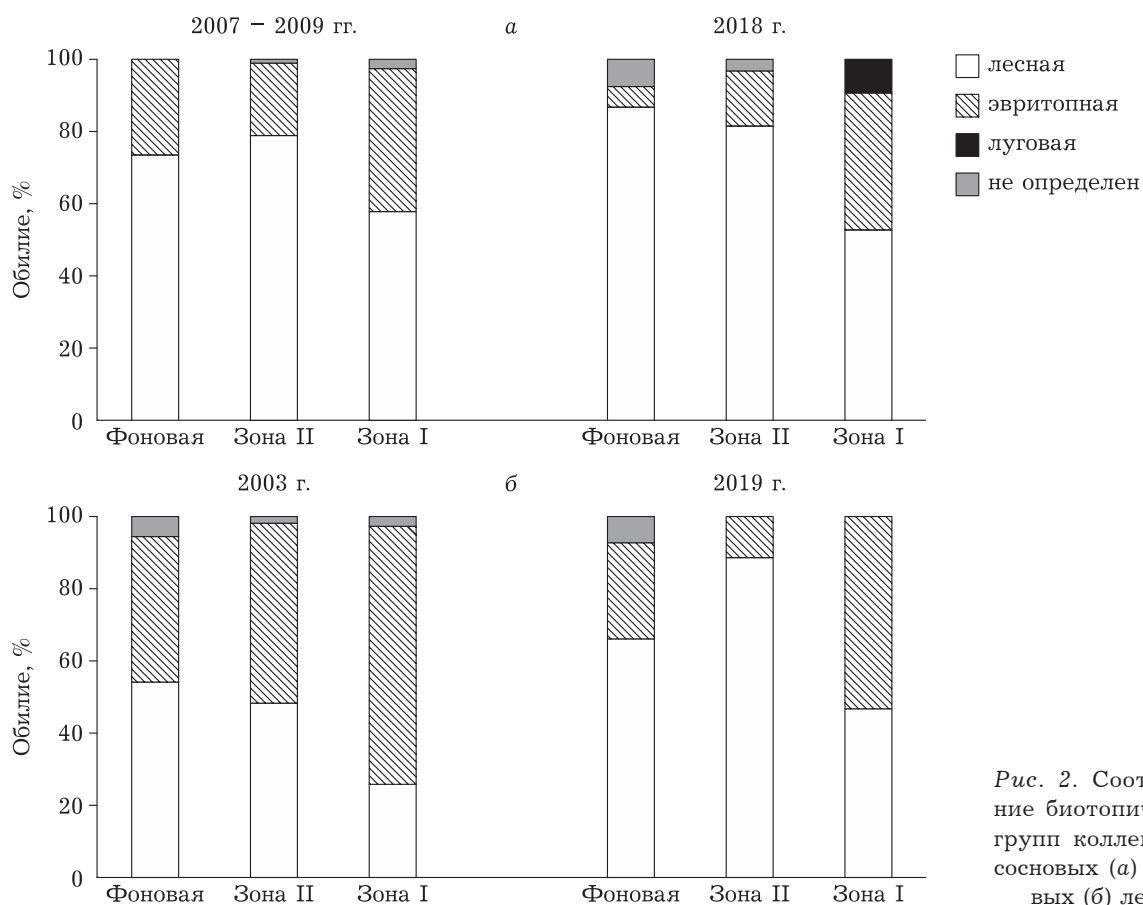


Рис. 2. Соотношение биотопических групп коллембол в сосновых (а) и еловых (б) лесах

Т а б л и ц а 6
Оценка влияния зоны загрязнения и времени на обильные виды коллембол в почвах еловых лесов методом дисперсионного анализа

Вид	Ранг по численности	Зона, $df = 2$		Время, $df = 1$		Зона $\times$ время, $df = 2$	
		F	p	F	p	F	p
<i>Isotomiella minor</i>	1	8,70	$< 10^{-3}$	5,77	0,018	0,94	0,392
<i>Folsomia quadrioculata</i>	2	3,37	0,038	112,70	$< 10^{-10}$	6,54	0,002
<i>Parisetoma notabilis</i>	3	43,17	$< 10^{-10}$	34,25	$< 10^{-8}$	8,71	$< 10^{-3}$
<i>Protaphorura boedvarssoni</i>	4	12,83	$< 10^{-5}$	0,65	0,423	0,61	0,542
<i>Desoria hiemalis</i>	5	2,38	0,097	4,91	0,029	0,52	0,593
<i>Isotoma viridis</i>	6	12,73	$< 10^{-5}$	18,21	$< 10^{-5}$	0,30	0,739
<i>Anurophorus palaeartcticus</i>	7	8,35	$< 10^{-4}$	14,32	$< 10^{-4}$	0,43	0,651
<i>Entomobrya nivalis</i>	8	14,13	$< 10^{-6}$	86,82	$< 10^{-10}$	23,21	$< 10^{-9}$
<i>Xenyllodes armatus</i>	9	6,90	0,001	3,26	0,073	20,84	$< 10^{-8}$
<i>Supraphorura furcifera</i>	10	20,97	$< 10^{-6}$	33,04	$< 10^{-6}$	7,17	0,002
<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	11	1,33	0,267	49,00	$< 10^{-10}$	2,52	0,085
Общая численность		5,92	0,004	70,20	$< 10^{-10}$	1,12	0,330
Число видов		10,09	$< 10^{-5}$	0,51	0,475	25,35	$< 10^{-9}$
Поверхностно-обитающая		1,59	0,208	38,76	$< 10^{-8}$	13,87	$< 10^{-6}$
Гемизафическая		13,9	0,007	83,76	0,018	2,29	0,106
Эузафическая		7,03	0,001	0,99	0,321	0,84	0,433

П р и м е ч а н и е. F – критерий Фишера; df – число степеней свободы для фактора; жирным шрифтом выделен $p < 0,05$.

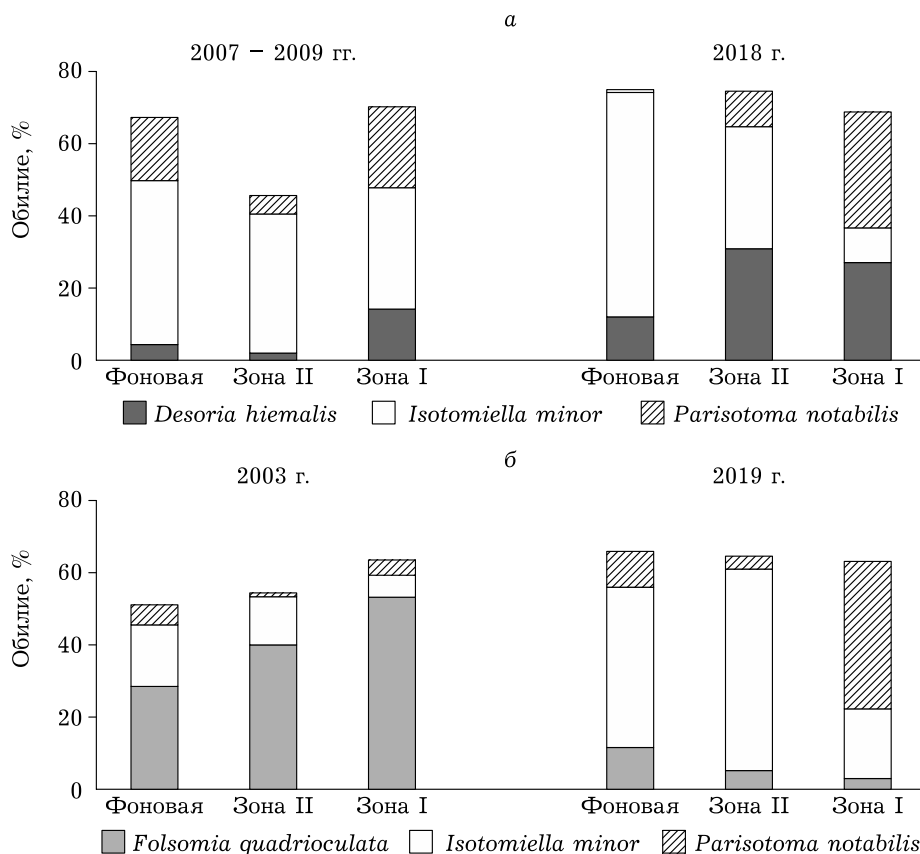


Рис. 3. Соотношение доминирующих видов коллембол в сосновых (а) и еловых (б) лесах

валась (см. табл. 5). Из 11 наиболее многочисленных видов плотность популяций у девяти видов зависела как от расстояния до источника загрязнения, так и от года, для пяти видов значимо взаимодействие этих двух факторов (табл. 6). В спектре жизненных форм в 2003 г. преобладали гемизафические виды, а в 2019 г. – почвенные представители. Численность поверхностно-обитающей группы снижалась в зоне I (см. рис. 1, б). Следует отметить, что соотношение биотопических групп также изменилось. В фоновой зоне в сообществе коллембол преобладали лесные формы – 54–66 % от общей численности в разные годы. В зоне I их доля в населении падала до 26–47 %, в то время как обилие эвритопных достигало 71 % в 2003 г. и 53 % в 2019 г. (рис. 2, б).

Существенных структурных перестроек в сообществах коллембол хвойных лесов не выявлено: незначительно меняется соотношение доминирующих видов. В фоновой и зоне

II многочисленный вид – *I. minor*, в импактной – *P. notabilis* (рис. 3). Доминирование *F. quadrioculata* в еловых лесах в 2003 г., по-видимому, обусловлено его разнородной динамикой.

По распределению в градиенте загрязнения можно выделить следующие группы видов: 1 – малочувствительные, популяции которых сохраняются в зоне II и сокращаются лишь в зоне I (виды рода *Mesaphorura*, *W. anophthalma*); 2 – “коннеловские”, наиболее многочисленные именно в зоне II (*A. palaearticus*, *P. boedvarssoni*, *S. furcifera* и ряд других); 3 – толерантные к загрязнению виды, приуроченные к зоне I (*I. viridis*).

Ординация, проведенная методом многомерного шкалирования, продемонстрировала весьма четкое разделение структуры комплексов коллембол сосняков, расположенных в зоне I, от таковых в фоновой и зоне II (см. рис. 4, а). В еловых лесах, напротив, сообщества ногохвосток оказались схожими между зонами,

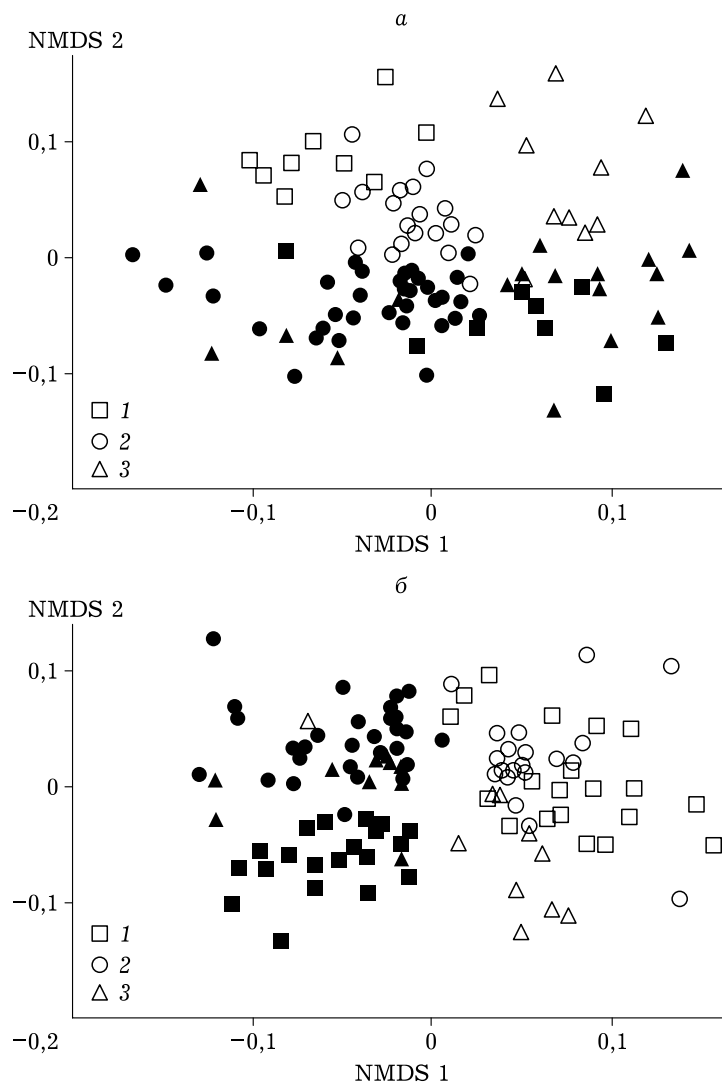


Рис. 4. Многомерное шкалирование сообществ коллембол в почвах сосновых (а) и еловых (б) лесов. Зоны загрязнения: 1 – фоновая, 2 – зона II, 3 – зона I. 2003; 2007–2009 гг. – черный маркер, 2018, 2019 гг. – белый

но четко выражены различия в их структуре в разные годы исследований (рис. 4, б).

ОБСУЖДЕНИЕ

Загрязнение почвы широким спектром загрязняющих веществ может повлиять на видовое богатство, разнообразие, общую численность, спектр жизненных форм и доминирование определенных видов коллембол [Rusek, 1993; Fountain, Hopkin, 2004; Кузнецова, 2005; Kuznetsova, 2009; Santamaria et al., 2012]. Среди наиболее важных факторов, влияющих на структуру сообществ, следует

особо выделить изменения пищевых ресурсов и конкуренцию [Rusek, Marshall, 2000; Gillet, Ponge, 2003].

Наши результаты свидетельствуют о том, что сокращение выбросов целлюлозно-бумажным предприятием вызывает определенные изменения в сообществах коллембол. Так, спустя 10–15 лет после начала исследований отмечено достоверное увеличение показателей видовой насыщенности и индекса Шеннона в зонах I и II, но их снижение в фоновых ельниках (см. табл. 3). Однако очевидной взаимосвязи между разнообразием коллембол и загрязнением поч-

вы, по-видимому, нет, что подтверждается и другими исследованиями [Van Straalen, 1998; Cortet et al., 1999; Fountain, Hopkin, 2004].

Общая численность ногохвосток после сокращения выбросов уменьшилась на всех участках сосновых и еловых лесов (табл. 3). Из литературы известно, что обилие ногохвосток может зависеть от температуры и влажности почвы [Wolters, 1998; Blankinship et al., 2011; A'Bear et al., 2013]. Так, например, 2019 г. оказался самым холодным и влажным среди всех исследуемых лет (см. табл. 1), что могло вызвать изменения численности коллембол в еловых лесах. В то же время при исследовании сосновых лесов погодные условия были примерно одинаковыми. Поэтому, с одной стороны, снижение общей численности может быть следствием различий в тепло- и влагообеспеченности между годами исследований, а с другой, это дает основание связывать ее снижение с динамикой микрофлоры – основного пищевого ресурса коллембол [Ferguson, Joly, 2002].

Наши данные свидетельствуют о том, что в сосновых лесах сокращение общей численности в основном происходит за счет снижения обилия геми- и эуэдафических видов (см. табл. 5), которые демонстрируют пищевые предпочтения в отношении грибов разной питательной ценности, в том числе и микоризных. А численность поверхностно-обитающей группы, основными источниками пищи которой являются микроводоросли и высшие растения [Potapov et al., 2016], напротив, остается на одном уровне. В еловых лесах картина несколько иная: численность эуэдафической жизненной формы наиболее постоянна во времени, в то время как представители двух других групп, наоборот, сокращают свое обилие (см. табл. 5). Такие разнонаправленные ответы в сосновых и еловых лесах, с одной стороны, могут быть связаны с изменением растительного покрова в рассматриваемый период, а с другой, с влиянием газопылевых выбросов предприятием. Так, в сосняках черничного ряда достоверных изменений ОПП травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, а также содержания серы и азота не обнаружено [Оценка..., 2020]. В ельниках, расположенных в зонах I и II, напротив, отмечено значительное улучшение жизненного состояния древесного яруса,

появление подроста из пихты, березы, сокращение количества видов и встречаемости травянистых растений [Робакидзе, Торлопова, 2013, 2018], а также снижение содержания общего азота в почве, что могло повлиять на качество подстилки.

Анализируя структуру доминирования коллембол в сосновых и еловых лесах, заметные различия наблюдались только между годами исследований, но особых изменений в распределении численности между зонами не выявлено (см. рис. 3, а, б). Набор субдоминантов оказался более лабильным, и ни один вид этого комплекса не был общим для рассматриваемых группировок (см. табл. 2, 3). В связи с градиентом загрязнения наиболее закономерным является изменение видов *I. minor* и *P. notabilis*. Первый вид является типичным доминантом населения ногохвосток ненарушенных экосистем [Кузнецова, 2005]. Поэтому на основании изменения его обилия можно судить о степени нарушенности экосистем. Наши данные свидетельствуют о том, что его доля в сообществе коллембол значительно возросла в еловых лесах спустя 15 лет (см. рис. 3, б), что указывает на значительное улучшение состояния экосистем. Следует лишь отметить его сокращение в сосняке зоны I, что, по-видимому, обусловлено нейтральной реакцией почвы и снижением влажности. В то же время сдвиг реакции почвы в сторону нейтральности может объяснить увеличение обилия *P. notabilis* в зоне I, что хорошо согласуется с данными литературы [Hågvar, Abrahamsen, 1990; Кузнецова, 2005].

Еще одним из показателей оценки нарушенности местообитания является соотношение биотопических групп [Kuznetsova, 2002]. В сосновых лесах оно не претерпевает существенных изменений в период с 2007 по 2018 г. В то же время высокая доля эврибионтных и луговых форм в зоне I может указывать на влияние промышленных выбросов [Kuznetsova, 2002]. Однако, на наш взгляд, такая высокая численность данных групп, скорее всего, обусловлена растительным покровом, который в отличие от других сосновых лесов представлен разнотравьем. В еловых лесах, напротив, соотношение биотопических групп свидетельствует об улучшении состояния экосистем, что выражается в замене комплекса полупочвенных эврибион-

тов на группировку почвенных лесных видов, что подтверждается и данными литературы [Кузнецова, 2005]. Только в зоне I по-прежнему преобладают эвритопные формы, но их обилие за 15 лет снизилось на 20 %.

Из литературы известно [Там же], что определяющим фактором дифференцировки населения ногохвосток в хвойных лесах является влажность, кислотность, толщина подстилки, а также устойчивость режима местобитания во времени. Как показали последние исследования [Оценка..., 2020], сосняки оказались более устойчивыми во времени, чем еловые фитоценозы. Поэтому теоретически наблюдаемые изменения в спектре жизненных форм, биотопических групп, структуре доминирования и населения коллембол в еловых лесах могут быть следствием различий напочвенного покрова между годами исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ состояния сообществ коллембол в градиенте хвойных лесов в зоне влияния целлюлозно-бумажного предприятия показал, что сокращение выбросов приводит к увеличению видовой насыщенности ногохвосток в зонах сильного и умеренного воздействия, но к снижению их численности. В сосновых лесах структура населения ногохвосток, включая соотношение жизненных форм и биотопических групп, не претерпевает существенных изменений в течение 10 лет. Сравнительный анализ этих показателей в еловых лесах в 2003 и 2019 гг., напротив, указывает на изменения, которые свидетельствуют об улучшении состояния сообществ коллембол в зонах сильного и умеренного воздействия.

Автор признателен А. А. Колесниковой, Т. Н. Конаковой, А. А. Кудрину, Г. Л. Накулу и Е. Н. Мелехиной за помощь при отборе проб. Исследование выполнено в рамках темы госзадания № АААА-А17-117112850235-2 и при финансовой поддержке проекта “Оценка долговременного влияния АО “Монди СЛПК” на биологическое разнообразие в районе производства” (договор № 45-2018/180405).

ЛИТЕРАТУРА

Долгин М. М., Колесникова А. А., Конакова Т. Н., Таскаева А. А., Мелехина Е. Н. Почвенные беспозвоночные в индикации состояния хвойных лесов в районе вы-

- бросов Сыктывкарского лесопромышленного комплекса // Теорет. и прикл. экология. 2012. № 3. С. 62–73.
- Кузнецова Н. А. Организация сообществ почвообитающих коллембол. М.: ГНО “Прометей” МПГУ, 2005. 244 с.
- Оценка долговременного влияния АО “Монди СЛПК” на биологическое разнообразие в районе производства. Сыктывкар, 2020. 52 с.
- Робакидзе Е. А., Торлопова Н. В. Изменения видового состава напочвенного покрова ельников и минерального состава листьев *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus* (Ericaceae) в условиях аэротехногенного загрязнения в Республике Коми // Раст. ресурсы. 2013. Т. 49. С. 65–77.
- Робакидзе Е. А., Торлопова Н. В. Мониторинг состояния ельников в условиях загрязнения целлюлозно-бумажного производства // Раст. ресурсы. 2018. Т. 54, № 1. С. 42–58.
- Стебаева С. К. Жизненные формы ногохвосток (Collembola) // Зоол. журн. 1970. Т. 49, № 10. С. 1437–1455.
- Таскаева А. А. Изменения населения коллембол (Collembola) при антропогенной трансформации еловых лесов (на примере лесов Монди Бизнес Пейпа Сыктывкарский ЛПК) // Беспозвоночные европейского Северо-Востока России. Сыктывкар, 2007. С. 92–113. (Тр. Коми НЦ УрО РАН, № 183).
- Таскаева А. А. Коллемболы сосновых лесов в градиенте загрязнения выбросами лесопромышленного комплекса // Изв. ПГПУ им. В. Г. Белинского. 2011. № 25. С. 475–483.
- Торлопова Н. В., Робакидзе Е. А. Влияние поллютантов на хвойные фитоценозы (на примере Сыктывкарского лесопромышленного комплекса). Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 146 с.
- Торлопова Н. В., Робакидзе Е. А. Химический состав хвои сосны обыкновенной в условиях аэротехногенного загрязнения Сыктывкарского лесопромышленного комплекса // Сиб. экол. журн. 2012. № 3. С. 415–422.
- A’Bear A. D., Boddy L., Jones T. H. Bottom-up determination of soil Collembola diversity and population dynamics in response to interactive climatic factors // Oecologia. 2013. Vol. 173. P. 1083–1087.
- Austruy A., Laplanche C., Mombo S., Dumat S., Deola F., Gers C. Ecological changes in historically polluted soils: Meta(loid) bioaccumulation in microarthropods and their impact on community structure // Geoderma. 2016. Vol. 271. P. 181–190.
- Blankinship J. C., Niklaus P. A., Hungate B. A. A meta-analysis of responses of soil biota to global change // Oecologia. 2011. N. 165. P. 553–565.
- Chauvat M., Zaitsev A. S., Wolters V. Successional changes of Collembola and soil microbiota during forest rotation // Oecologia. 2003. Vol. 137. P. 269–276.
- Cortet J., Gomot-De Vauflery A., Poinot-Balaguer N. et al. The use of invertebrate soil fauna in monitoring pollutant effects // Eur. J. Soil Biol. 1999. Vol. 35, N 3, P. 115–134.
- Daghighi E., Koehler H., Kesel R., Filser J. Long-term succession of Collembola communities in relation to climate change and vegetation // Pedobiologia. 2017. Vol. 64. P. 25–38.
- Dunger W., Schulz H. J., Zimdars B., Hohberg K. Changes in Collembolan species composition in Eastern German mine-sites over fifty years of primary succession // Pedobiologia. 2004. Vol. 48. P. 503–517.

- Engelmann H.-D. Zur dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden // *Pedobiologia*. 1978. Vol. 18. P. 378–380.
- Ferguson S. H., Joly D. O. Dynamics of springtail and mite populations: the role of density dependence, predation and weather // *Ecol. Entomol.* 2002. Vol. 27. P. 565–573.
- Fjellberg A. The Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part I: Poduromorpha // *Fauna Entomol. Scand.* 1998. Vol. 35. P. 1–183.
- Fjellberg A. The Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part II: Entomobryomorpha and Symphypleona // *Fauna Entomol. Scand.* 2007. Vol. 42. P. 1–264.
- Fountain M. T., Hopkin S. P. Biodiversity of Collembola in urban soils and the use of *Folsomia candida* to assess soil 'quality' // *Ecotoxicology*. 2004. Vol. 13. P. 555–572.
- Gillet S., Ponge J. F. Changes in species assemblages and diets of Collembola along a gradient of metal pollution // *Appl. Soil Ecol.* 2003. Vol. 22. P. 127–138.
- Grantz D. A., Garner J. H. B., Johnson D. W. Ecological effects of particulate matter // *Environment International*. 2003. Vol. 29. P. 213–239.
- Hågvar S., Abrahamsen G. Microarthropoda and Enchytraeidae (Oligochaeta) in naturally lead-contaminated soil: a gradient study // *Environmental Entomol.* 1990. Vol. 19. P. 1263–1277.
- Juceviča E., Meleciš V. Global warming affect Collembola community: a long-term study // *Pedobiologia*. 2006. Vol. 50. P. 177–184.
- Kuznetsova N. A. Collembola biotopic groups in broad-leaved forest subzone of Eastern Europe // *Entomol. Rev.* 2002. Vol. 82. P. 1047–1057.
- Kuznetsova N. A. Long-term dynamics of collembolan populations in forest and meadow ecosystems // *Entomol. Rev.* 2007. Vol. 87. P. 11–24.
- Kuznetsova N. A. Soil dwelling Collembola in coniferous forests along the gradient of pollution with emissions from the Middle Ural Copper Smelter // *Rus. J. Ecol.* 2009. Vol. 40, N 6. P. 415–423.
- Potapov A. M., Semenina E. E., Korotkevich A. Y., Kuznetsova N. A., Tiunov A. V. Connecting taxonomy and ecology: trophic niches of collembolans as related to taxonomic identity and life forms // *Soil Biol. Biochem.* 2016. N 101. P. 20–31.
- Potapov M. Isotomidae. Synopses on Palaearctic Collembola // *Abh. Ber. Naturkundemus.* 2001. Görlitz 73. P. 1–603.
- Rusek J. Air-pollution-mediated changes in alpine ecosystems and ecotones // *Ecol. Appl.* 1993. Vol. 3. P. 409–416.
- Rusek J., Marshall V. G. Impacts of airborne pollutants on soil fauna // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2000. Vol. 31, N 1. P. 395–423.
- Rzeszowski K., Sterzyńska M. Changes through time in soil Collembola communities exposed to urbanization // *Urban Ecosyst.* 2016. Vol. 19. P. 143–158.
- Santamaría J. M., Moraza M. L., Elustondo D., Baquero E., Jordana R., Lasheras E., Bermejo R., Ariño A. H. Diversity of Acari and Collembola along a pollution gradient in soils of a pre-pyrenean forest ecosystem // *Environ. Eng. and Management Journal*. 2012. Vol. 11. P. 1159–1169.
- Van Straalen N. M. Evaluation of bioindicator systems derived from soil arthropod communities // *App. Soil Ecol.* 1998. Vol. 9. P. 429–437.
- Vorobeichik E. L., Ermakov A. I., Grebennikov M. E. Initial stages of recovery of soil macrofauna communities after reduction of emissions from a copper smelter // *Rus. J. Ecol.* 2019. Vol. 50, N 2. P. 146–160.
- Wolters V. Long-term dynamics of a collembolan community // *Appl. Soil Ecol.* 1998. Vol. 9. P. 221–227.

Collembola communities (Hexapoda, Collembola) of coniferous forests in the zone of influence of pulp and paper industry

A. A. TASKAEVA

*Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the UB of the RAS
167928, Syktyvkar, Kommunisticheskaya str., 28
E-mail: taskaeva@ib.komisc.ru*

The results of long-term studies of the collembolan population in the gradient of pollution of pine and spruce forests (middle taiga) in the zone of influence of pulp and paper industry (JSC Mondi SLPK, Komi Republic), the main pollutants of which are oxides of carbon, nitrogen, sulfur, hydrogen sulfide, mineral dust are given. The study was carried out in the period when the total amount of emissions was 20–30 thousand tons (2003, 2007–2009 years) and 10–15 years after their reduction by 2–3 times to 10 thousand tons (2018–2019 years). It was shown that after a decrease of emissions, the species richness of springtails significantly increases in the zones of strong and medium coniferous forests, but their number decreases in all zones, which may be associated with weather conditions. It was found that in pine forests, especially in

the background plots, euedaphic species predominate, and the proportion of hemiedaphic and epiedaphic species increases in the zone of strong impact. At the same time, the spectrum of life forms, biotopic groups, the structure of the springtail population does not undergo significant changes over the course of 10 years. In spruce forests, on the contrary, differences were revealed in these parameters between years of research, which are expressed in a change in the dominance of species, their relative life forms and biotopic groups. The observed changes in the communities of springtails in spruce forests are apparently determined by changes in the ground cover. In general, there has been a significant improvement in the state of the collembola community of spruce forests in the zones of strong and medium impact from 2003 to 2019.

Key words: industrial pollution, dynamics, foot-tills, pine and spruce forests, Komi Republic.