

На правах рукописи



Таранец Ирина Павловна

**ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЧВЕННЫХ
КОЛЛЕМБОЛ В РЕКРЕАЦИОННЫХ ЛЕСАХ ПОДМОСКОВЬЯ**

Специальность 03.02.08 – экология (биология) (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва – 2013

Работа выполнена на кафедре общей экологии Биологического факультета
ФГОУ ВПО Московского государственного университета
имени М.В. Ломоносова

Научные руководители: доктор биологических наук, профессор
ФГОУ ВПО «МГУ имени М.В. Ломоносова»
Смуров Андрей Валерьевич

доктор биологических наук, профессор
ФГОУ ВПО МПГУ
Кузнецова Наталия Александровна

Официальные оппоненты:

Бабенко Анатолий Борисович доктор биологических наук, ведущий научный
сотрудник, ФГБУН «Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова Российской академии наук»

Рахлеева Анна Алексеевна кандидат биологических наук, старший
преподаватель, ФГОУ ВПО «Московский государственный университет
имени М.В. Ломоносова»

Ведущая организация:

ФГБОУ ВПО «Пензенский государственный университет»

Защита состоится 5 декабря 2013 г. в 11 часов 30 минут на заседании
диссертационного совета Д 501.001.55 при ФГБОУ ВПО «Московский
государственный университет имени М.В. Ломоносова» по адресу: 119234,
Москва, ГСП-1, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, биологический факультет
Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,
аудитория 389.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке Московского
государственного университета имени М.В. Ломоносова.

Автореферат разослан 29 октября 2013 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета

Н.В. Карташева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. С ростом урбанизации и плотности населения возрастает рекреационное воздействие на природную среду. Особенно уязвимым в этом отношении становится лесной биогеоценоз. Нарушения, которые возникают при рекреационных нагрузках, самым негативным образом отражаются на организмах деструкционного блока экосистемы (Кузнецова и др., 1994; Кузнецова, 2003; Надеждина, Кузнецова, 2010; Burden, Randerson, 1972; Monti, Mackintosh, 1979; Cole, Landres, 1995 и др.). Именно этот блок часто оказывается «слабым звеном» при разных формах антропогенного вмешательства.

Коллемболы, или ногохвостки – мелкие почвенные членистоногие, участвующие в процессах деструкции органических остатков и поддержании почвенного плодородия, используемые в биоиндикационных работах (Гиляров, 1965; Кузнецова, 2005; Zeppelini, 2008; Leinaas, 2012; Berg, 2012; Jänsch et al., 2012). Эту группу часто привлекают как модельную для изучения адаптаций почвенной биоты к антропогенным нарушениям среды.

Несмотря на то, что исследования влияния вытаптывания на лесные почвы продолжаются почти полвека, общая картина последствий от этого фактора на почвенные организмы, еще не сформирована. Разными авторами реакция коллембол на вытаптывание оценивается по-разному. Оценка численности населения коллембол при рекреации может различаться во много раз (Юрьева, 1976; Кузнецова и др., 1994). Некоторые исследователи считают чувствительными к вытаптыванию гемизафическую группу ногохвосток (Юрьева и др., 1976, 1983), другие не только полупочвенную, но и эузафическую группы (Надеждина, Кузнецова, 2010). Остаются нерешенными вопросы, связанные с пространственным распределением коллембол. До сих пор мало известно о параметрах распределения многих видов ногохвосток в естественной среде их обитания. Кроме того, не проводилось специальных исследований влияния рекреационных нагрузок на пространственное

размещение коллембол. Это важный показатель наряду с другими характеристиками популяций и сообществ, позволяющий лучше понять механизмы влияния антропогенных факторов, в том числе, рекреации.

Цель работы – выявить изменения пространственной структуры коллембол при рекреационной нагрузке (вытаптывание) на лесные экосистемы Подмосковья.

Задачи работы:

1. Выяснить оптимальный размер проб при количественном учете почвенных коллембол для получения репрезентативной оценки численности и параметров пространственного размещения.
2. Выяснить изменения параметров пространственного распределения коллембол в рекреационных лесах.
3. Оценить изменения пространственной структуры популяций коллембол под действием рекреационных нагрузок разной интенсивности в условиях эксперимента.
4. Оценить изменения характеристик таксоценоза коллембол при разных режимах вытаптывания.

Научная новизна. Обоснован оптимальный размер проб (12 см^2) для количественной оценки численности и пространственного распределения коллембол. Показано, что ногохвостки рекреационных лесов образуют скопления площадью до 100 и более см^2 . Выявлено, что свойственная некоторым видам двухуровневая пространственная структура популяций (мелкие скопления в более крупных) утрачивается уже при умеренной нагрузке. Показан эффект усиления агрегированности популяций коллембол при сильной рекреационной нагрузке. В регулярно посещаемых пригородных лесах снижена доля видов-специалистов в населении ногохвосток, что можно рассматривать как проявление эффекта «банализации» фауны, свойственного антропогенно нарушенным территориям.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные результаты расширяют представление о влиянии вытаптывания на пространственную

структуру популяций и таксоценов ногохвосток. Апробирован подход для изучения пространственного распределения мелких почвенных животных. Полученные с помощью коллембол данные представляют интерес для понимания механизмов действия антропогенных нагрузок на почвенное население. Материалы диссертации используются в преподавании курсов общей и прикладной экологии в МНЭПУ, МПГУ и МГУ.

Апробация работы. Материалы работы были представлены на II Всероссийской конференции «Биогеография почв» (Москва, МГУ, 2009); XVI Всероссийском совещании по почвенной зоологии «Проблемы почвенной зоологии» (Ростов-на-Дону, (Азов) 2011); Международной конференции «Биодиагностика в экологической оценке почв и сопредельных сред» (Москва, МГУ, 2013).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 7 работ, в том числе, три в изданиях, рекомендованных ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 163 страницах, включая приложения, состоит из введения, шести глав, выводов, списка литературы и приложений. Основной текст содержит 11 таблиц и 17 рисунков. Список литературы содержит 226 наименований, в том числе 62 – на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность своим научным руководителям А.В. Смурову и Н.А. Кузнецовой за помощь в написании работы, советы и критические замечания. Отдельная благодарность за консультации по теме работы А.И. Азовскому и И.А. Жигареву, за помощь в определении материала – М.Б. Потапову и А.И. Боковой. Автор признателен П.А. Таранец, А.Л. Попову за помощь в отборе почвенных проб, Н.Н. Марфенину, Л.В. Поповой, А.А. Ереме, А.В. Ереме, Л.А. Молодцовой, Е.П. Альтшулеру, Ю.С. Шилкиной, Л.В. Ваявиной за поддержку и помощь в выполнении некоторых этапов исследовательской работы. Хочется поблагодарить К.Б. Гонгальского и О.Е. Марфенину за предоставление некоторых литературных источников по теме работы. Особо хочется отметить

доброжелательное отношение и постоянную поддержку сотрудников и аспирантов кафедры зоологии и экологии МПГУ, сотрудников экологического факультета Академии «МНЭПУ», кафедру общей экологии МГУ, сотрудников Эколого-просветительского центра «Воробьевы горы» и Музея Землеведения МГУ.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Литературный обзор

В главе проведен краткий анализ литературных сведений о влиянии рекреации на разные компоненты природной экосистемы: растительность, почву, микобиоту, альгофлору, бактериальные сообщества, беспозвоночных и позвоночных животных. Более детально рассмотрены коллемболы как модельная группа и влияние на нее рекреационной нагрузки. Описана роль пространственного распределения как экологической характеристики, а также методы ее изучения в почвенной зоологии. Особое внимание уделено пространственной структуре объекта исследования – популяций почвенных коллембол.

Глава 2. Материал и методы

Исследования проведены в течение трех полевых сезонов 2007-2009 гг. в хвойных и смешанных лесах на территории Валуевского лесопарка Московской области (27 км Киевского шоссе).

Для исследования пространственного размещения коллембол была использована методика, разработанная Ю.Э. Романовским, А.В. Смуровым в серии работ 1972 – 1976 гг., позволяющая при наличии выборок пробами разного размера установить масштаб агрегаций и избежать ошибок при выборе модели распределения. Для детального анализа пространственного распределения коллембол использовали методы сравнения полученных данных с теоретическими моделями распределений (Смуров, 1975; Смуров, 1989; Смуров, 2003). При размерах пробы меньших, чем размер скоплений использовали трехпараметрическую модель распределения (ТПР) и индекс

агрегированности Кэсси (Cs). В ситуации, когда пробы больше, чем скопления – распределение «Томас с фоном» и коэффициент относительной дисперсии (K_s^2). Параметры распределения рассчитывали для видов коллембол, средняя плотность которых в выборках составляла не менее 1 экз. на пробу. Общий анализ пространственной структуры коллембол, проводили с помощью программы анализа экологических данных «ЭКОС» версия 1.3 (Азовский и др., 1993). Математическую обработку данных проводили с помощью программ Excel и STATISTICA (версия 6.1).

Уплотненность почвенного покрова регистрировали по изменению сопротивления пенетрации (числа проницаемости) с помощью пенетromетра грунтового ПГ-1. Фиксировали относительную влажность почвенных проб (весовой метод). Проводили геоботаническое описание. Отбор почвенных проб осуществляли буром или металлической рамкой на глубину подстилки (не менее 5 см), захватывая верхние минеральные слои почвы. Коллембол экстрагировали из проб по общепринятой методике с помощью воронок Тульгрена (Гиляров, 1975). Материал заключали в постоянные микропрепараты с жидкостью Фора. Его таксономическую обработку осуществляли под микроскопом с использованием серии определителей (Определитель коллембол фауны СССР, 1988, 1994; Fjellberg, 1998; Potapov, 2001).

Группы жизненных форм коллембол выделяли по С.К. Стебаевой (1970), биотопические группы – по Н.А. Кузнецовой (2002). Доминантами считали виды с относительным обилием более 12,9% по шкале Энгельмана.

Всего в работе было отобрано и проанализировано 586 почвенных проб. Получено и определено 5140 экземпляров коллембол 45 видов.

Глава 3. Репрезентативность проб разного размера при учете численности и оценке горизонтального распределения коллембол

Для выявления эффективного размера проб при учете численности и оценке горизонтального распределения почвенных коллембол был проведен учет на площадке 10×10 м мертвопокровного соснового леса в мае 2007 г.

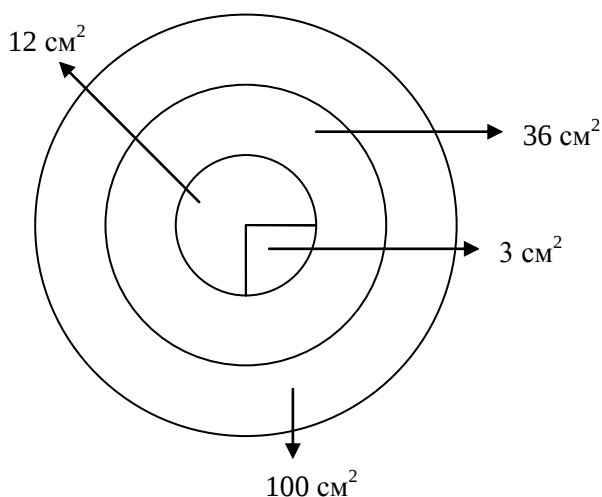


Рис. 1. Схема отбора проб (Принцип «матрешки»)

Почвенные пробы отбирали случайным образом. Разноразмерность образцов достигалась применением принципа «матрешки» (пробы меньшего размера вложены внутрь проб большего размера) (рис. 1). При изъятии грунта использовали буры диаметром 3,9 и 6,7 см (площадь пробы 12 и 36 см²) и круглую металлическую рамку площадью 100 см².

Пробы минимального размера получали путем деления пробы размером 12 см² и изъятия $\frac{1}{4}$ почвенного образца, площадью 3 см². Было изъято 25, 35, 45 и 55 проб размером 100, 36, 12 и 3 см², соответственно. Всего было отобрано 160 проб разного размера. Учтено 2753 экземпляра коллембол 30 видов.

Для анализа использовали данные по многочисленным видам коллембол: *Isotomiella minor*, *Parisotoma notabilis*, *Protaphorura armata*. Установлено, что все эти виды образуют скопления. Наибольшая агрегированность прослеживается для эуэдафического *Isotomiella minor*. Статистическая обработка данных показала, что все примененные пробы меньше, чем размер существующих первичных неоднородностей (скопления превышают площадь пробы 100 см²), о чем свидетельствует характер изменения относительной дисперсии для выборок пробами разного размера (табл. 1). Наши данные показали, что выборки слишком мелкими и слишком крупными пробами могут приводить к искаженной оценке статистических показателей (табл. 1). Как

было показано ранее (Смуров, Полищук, 1989; Смуров, 2003) в случае применения слишком мелких и крупных проб агрегированное распределение может статистически не отличаться от случайного, что согласуется и с нашими данными для выборок мелкими пробами. Пробы площадью 12 см² имеют оптимальный размер для учета численности и пространственной структуры коллембол. Такой размер почвенных образцов позволяет снизить описанный выше эффект, минимизировать выборочные условия и вести учет крупных подвижных ногохвосток.

Таблица 1

Сводные показатели										
Размер пробы, см ²	Кол-во проб	$\bar{X} \pm m$	X экз./ м ²	δ^2	SD	K_{δ}^2	Cs	% в скопл	V	n
<i>Isotomiella minor</i>										
100	25	14,9±8,2	1488	433,4	20,8	29,1	1,9	57,9	140	187
36	35	6,7±2,9	1873	78,9	8,9	11,8	1,6	53,4	133	169
12	45	3,6±1,4	3000	22,6	4,8	6,3	1,5	40,3	133	171
3	55	0,8±0,3	2787	1,7	1,3	2,1	1,2	82,5	163	254
<i>Parisotoma notabilis</i>										
100	25	15±5,1	1504	171,2	13,1	11,4	0,7	72,6	87	73
36	35	5,7±2	1587	35,6	6	6,2	0,9	54,0	105	106
12	45	3±1	2518	12,7	3,6	4,2	1,1	64,0	120	138
3	55	0,7±0,3	2424	1,5	1,2	2,1	1,5	41,4	174	282
<i>Protaphorura armata</i>										
100	25	5±1,8	500	21,1	4,6	4,2	0,6	51,2	92	81
36	35	2,9±0,8	810	5,3	2,3	1,8	0,3	44,1	79	60
12	45	1,5±0,4	1222	1,9	1,4	1,3	0,2	96,0	93	84
3	55	0,5±0,2	1757	0,6	0,7	1,2	0,1	100,0	140	188
<i>Общая численность всех видов коллембол</i>										
100	25	50,3±14,4	5032	1352,5	36,8	26,9	0,5	57,5	73	51
36	35	22,3±5,3	6190	251,7	15,9	11,3	0,5	47,8	71	49
12	45	11,9±2,4	9888	68,6	8,3	5,8	0,4	45,0	70	47
3	55	3,3±0,8	10969	10	3,2	3	0,6	32,1	97	90

Пояснения: δ^2 – дисперсия; SD – стандартное отклонение; V – коэффициент вариации; n – рассчитанное необходимое число проб (ошибка 20 %).

Глава 4. Оценка горизонтального распределения популяций коллембол методом «разноразмерных треугольников» в градиенте рекреационной нагрузки

Параметры горизонтального распределения коллембол изучали с помощью оригинальной методики «разноразмерных треугольников», которая позволяет оценить размеры агрегаций и изменения в структуре популяций под влиянием вытаптывания. Учет проведен в июле 2009 г. в ельнике с примесью широколиственных пород. Пробы размером 12 см^2 отбирали почвенным буром на трех участках градиента: контроль, обочина тропы (среднее рекреационное воздействие) и тропа (максимальное рекреационное воздействие). Всего было отобрано 162 почвенные пробы: по 54 пробы с каждого из трех участков градиента. Получено 1070 экземпляров коллембол 30 видов.

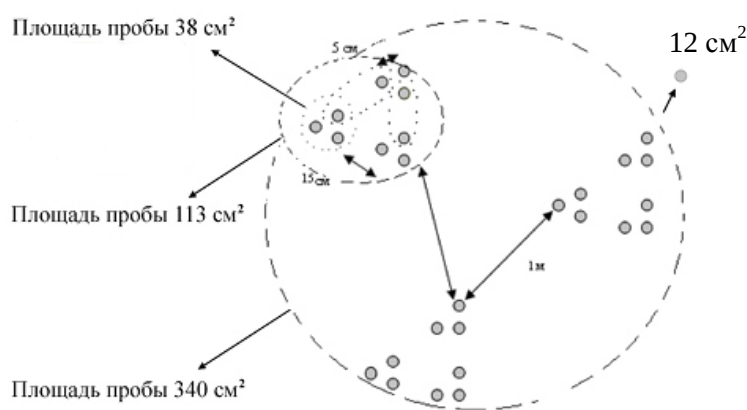


Рис. 2. Расположение почвенных проб

Для выявления относительных размеров агрегаций рядом расположенные пробы площадью размером 12 см^2 каждая, объединяли в треугольные кластеры согласно схеме (рис. 2). Для выборок, полученных одиночными пробами и для выборок пробами, объединенными в кластеры, рассчитывали дисперсию и среднее. Затем строили график зависимости коэффициента дисперсии от размера проб и по виду графика, определяли относительные размеры агрегаций, используя методику Ю.Э. Романовского, А.В. Смурова (1975). Анализ проводили на примере наиболее многочисленных видов коллембол.

Lepidocyrtus lignorum. Средняя численность в контроле и при промежуточной рекреационной нагрузке не менялась. При этом на

контрольном участке вид был агрегирован, образовывал крупные пятна, в которых было сосредоточено около половины особей, а при небольшом вытаптывании (обочина тропы) был размещен случайным образом (табл. 2). На ненарушенном участке доля площади, занятой скоплениями, составляла 10% от всей площади. Плотность поселений в скоплениях в контроле составляла около 6 экз. на пробу. На тропе вид был редок.

Таблица 2

Расчет параметров пространственного размещения: *Lepidocyrtus lignorum*

Показатели	Участки учета	
	Контроль	Обочина
Численность, $\bar{X} \pm m$	1,3 $\pm$ 0,5	1,3 $\pm$ 0,3
Экстраполяция численности на 1 м ² , экз./ м ²	1026	983
Дисперсия (δ^2)	3,1	1,6
Коэффициент дисперсии (K_{δ^2})	2,3	1,3
Индекс агрегированности (C_s)	1	0,2
Средняя численность организмов в скоплениях экз./пробу	5,9	–
Средняя численность организмов на фоне экз./пробу	0,9	–
Доля площади занятая скоплениями, %	10	–
Доля особей, сосредоточенных в скоплениях, %	50	–

Pseudosinella alba. На учетных участках вид размещен, агрегировано (табл. 3). Доля площади, занятая скоплениями, в контроле составляла 20%, в которых было сосредоточено около половины особей. Средняя численность в скоплениях 3-4 экземпляра (табл. 3). На обочине агрегированность увеличивалась, *P. alba* образовывал более «плотные» скопления, чем в контроле. В пробу в среднем попадало одно из 10 скоплений, в котором находилось около 8-9 особей, при этом практически не было изменений на фоне (табл. 3). Размер скоплений составлял около 12 см². На тропе вид малочислен, что не позволило определить параметры его пространственного распределения.

Таблица 3

Расчет параметров пространственного размещения: *Pseudosinella alba*

Показатели	Участки учета	
	Контроль	Обочина
$\bar{X} \pm m$	1,9±0,4	2±0,9
экз./ м ²	912	1524
Дисперсия (δ^2)	2,3	10,2
Коэффициент дисперсии (K_{δ}^2)	1,9	5,2
Индекс агрегированности (C_s)	0,8	2,1
Средняя численность организмов в скоплениях экз./пробу	3,3	8,6
Средняя численность организмов на фоне экз./пробу	0,7	1,1
Доля площади занятая скоплениями, %	20	—
Среднее число скоплений в пробе	—	0,1
Доля особей, сосредоточенных в скоплениях, %	30	40
% в скоплениях	55	—

Parisotoma notabilis. Вид образует агрегации на всех участках градиента рекреации (табл. 4). На ненарушенных участках обнаружены скопления первого и второго порядка, которые исчезали уже при умеренной рекреационной нагрузке (обочина тропы). При этом на обочине скопления были размещены случайным образом, и наблюдалось увеличение средней плотности вида. В среднем в пробу попадало одно из 10 скоплений, в которых было сосредоточено по 10 особей, вне скоплений около 3 особей на пробу (табл. 4). В контроле и на обочине размер скоплений составлял около 12 см². При максимальной рекреационной нагрузке агрегированность *P. notabilis* увеличивалась, особи образовывали малочисленные агрегации, в не которых ногохвостки практически отсутствовали (90% в скоплениях) (табл. 4).

Расчет параметров пространственного размещения: *Parisotoma notabilis*

Показатели	Участки учета		
	Контроль	Обочина	Тропа
$\bar{X} \pm m$	3,5±1,2	4,3±1,2	0,4±0,2
экз./ м ²	2721	3291	313
Дисперсия (δ^2)	18,2	19,2	0,8
Коэффициент дисперсии (K_{δ}^2)	5,2	4,5	2,1
Индекс агрегированности (C_s)	1,2	0,8	2,7
Средняя численность организмов в скоплениях экз./пробу	7,3	9,6	1,2
Средняя численность организмов на фоне экз./пробу	1,7	2,8	0
Доля площади занятая скоплениями, %	–	–	30
Среднее число скоплений в пробе	0,2	0,1	
Доля особей, сосредоточенных в скоплениях, %	40	20	90
% в скоплениях	–	–	90

Таким образом, обнаружены разные ответные реакции видов коллембол на вытапывание. При максимальном воздействии (тропа) последствия рекреации однозначны: а) снижение численности популяций, б) увеличение агрегированности ногохвосток. Напротив, при умеренном рекреационном воздействии отмечены разнообразные эффекты. Численность популяций не менялась, или увеличивалась. Агрегированность при этом возрастала, снижалась, или вид был случайно размещен (рис. 3).

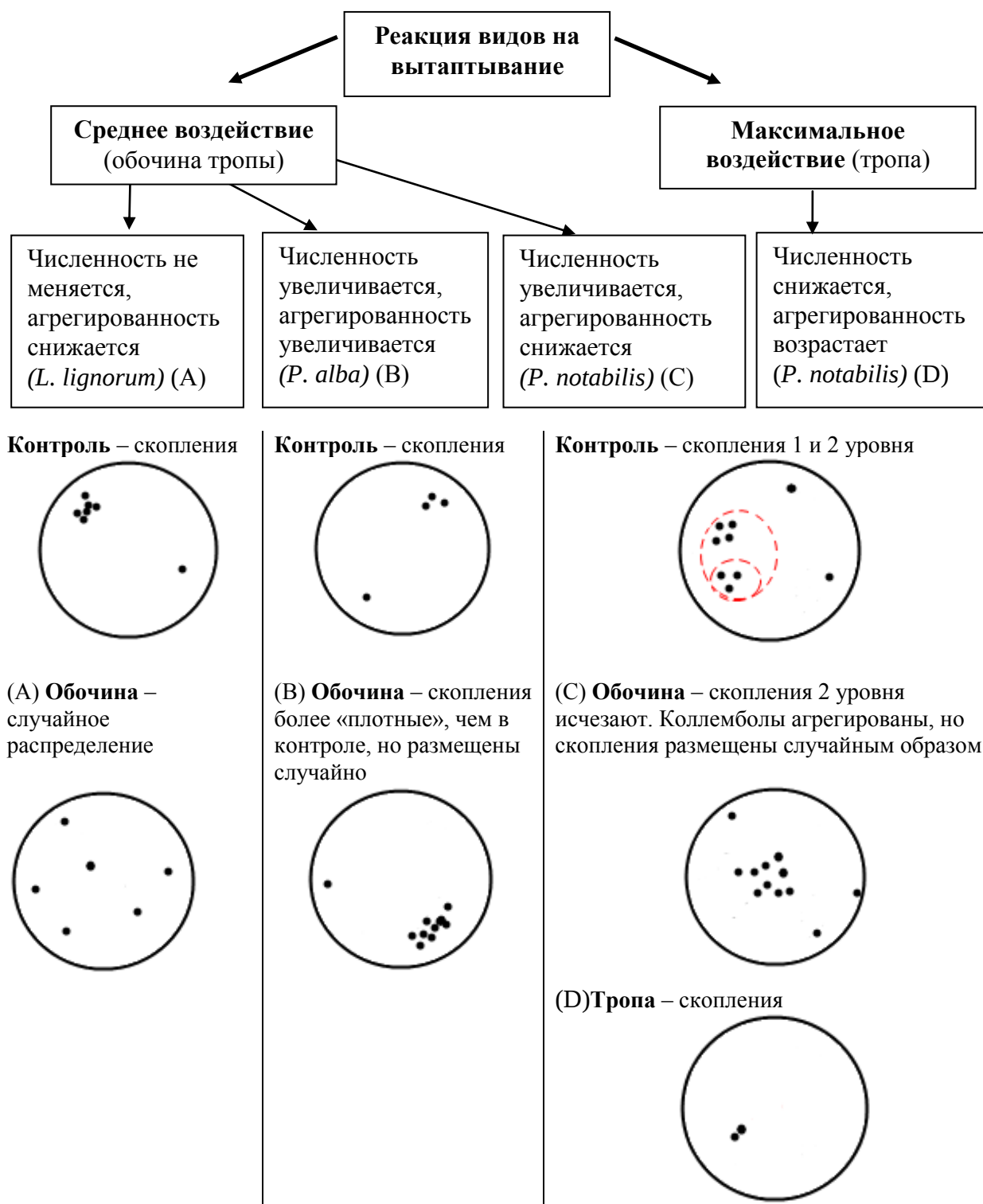


Рис. 3. Варианты изменения пространственного распределения некоторых видов коллембол при рекреационной нагрузке

Глава 5. Экспериментальная оценка влияния рекреационных нагрузок на пространственную структуру популяций почвенных коллембол

Темпы изменения пространственной структуры популяций коллембол, а также ценотических характеристик под влиянием заданных рекреационных нагрузок изучали в ходе полевого эксперимента. Летом в июле-августе 2008 г., на участке смешанного леса на площадках размером 1,5×1,5 м моделировали разный режим рекреационной нагрузки: сплошное ежедневное вытаптывание, через каждые 4 дня, через каждые 8 дней и без вытаптывания (контроль). Рекреационные площадки подвергались воздействию 23, 7 и 4 раза, соответственно.

Почвенные пробы отбирали металлической рамкой 5×5 см на всех площадках до и после (через 23 дня) проведения полевого эксперимента по 33 пробы на каждой. Периферийное – по 10 шт. с каждого края и диагональное расположение проб – 13 шт. Предполагали, что повышенная плотность коллембол на периферии равномерно вытаптываемых площадок по окончании опыта, может означать компенсацию негативного воздействия за счет миграций с ненарушенных участков. При отсутствии такого краевого повышения плотности популяций можно заключить, что популяции вытаптываемых участков поддерживаются в основном за счет «внутренних резервов», т.е. выживших на площадках особей. Агрегированность оценивали по индексу Кэсси (Cs). Всего было отобрано 264 почвенные пробы, получено 1317 экземпляров коллембол 34 видов.

Результаты полевого эксперимента показали, что доминирующие виды ногохвосток (*Lepidocyrtus lignorum* и *Tomocerus vulgaris*) на всех площадках до и после эксперимента образовывали скопления (рис. 4, 5). При максимальном воздействии агрегированность этих видов ногохвосток всегда увеличивалась, а численность снижалась при всех изученных режимах рекреационной нагрузки. Однако слабое вытаптывание сопровождалось ростом плотности популяций *Lepidocyrtus lignorum* (рис. 4).

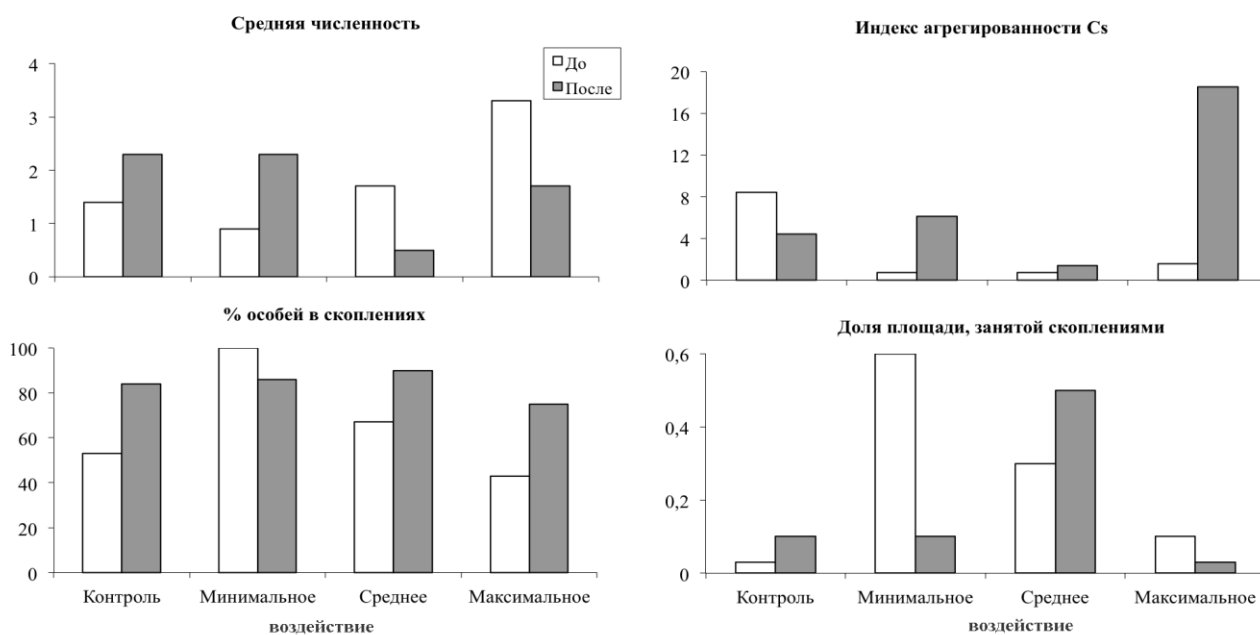


Рис. 4. Показатели пространственного размещения *Lepidocyrtus lignorum* на экспериментальных площадках

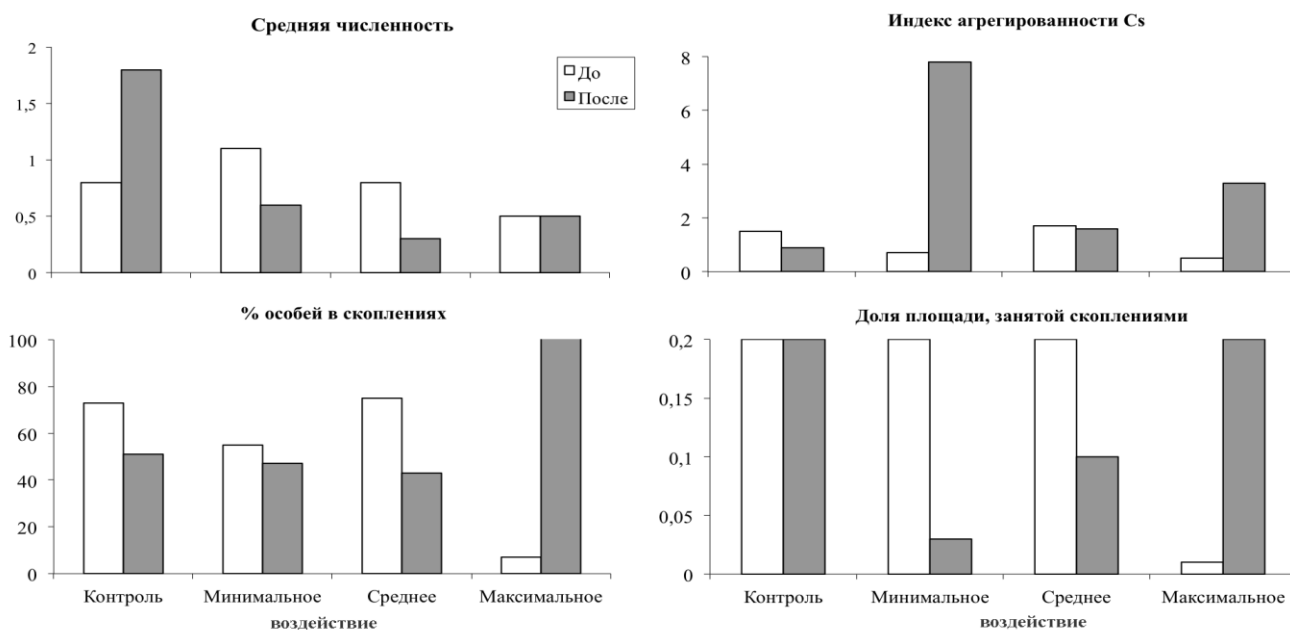


Рис. 5. Показатели пространственного размещения *Tomocerus vulgaris* на экспериментальных площадках

После минимального рекреационного воздействия численность *Lepidocyrtus lignorum*, как и общая численность всех видов коллембол на периферии площадки была достоверно выше, чем в центре (U-критерий Манна-Уитни): 2,9 и 0; 4,5 и 0,7 экз./пробу, соответственно. Следовательно, в восстановлении населения коллембол на слабовытопанных локальных участках большую роль может играть миграция с ближайших ненарушенных

мест. На остальных опытных площадках при более сильных нагрузках, достоверные различия отсутствовали.

В целом, эксперимент показал, что даже при 4-х разовом рекреационном воздействии менее чем за месяц коллемболы обнаруживают изменение не только численности, но и пространственной структуры популяций.

Глава 6. Влияние разных режимов вытаптывания на таксоцены коллембол

В ходе изучения последствий вытаптывания на популяции коллембол мы одновременно получали информацию и о воздействии этого фактора на их таксоцены.

Максимальная нагрузка (тропа) в градиенте рекреации приводила к снижению общей численности, видового разнообразия ногохвосток и увеличению агрегированности. Интересно, что при среднем воздействии (обочина тропы) разнообразие коллембол возрастало, что соответствует гипотезе «промежуточных нарушений» (Connell, 1977). Общая численность ногохвосток также увеличивалась, при этом агрегированность снижалась (табл. 5). Структура доминирования в целом не изменялась, на всех участках преобладали: *Lepidocyrtus lignorum*, *Mesaphorura macrochaeta*, *Parisotoma notabilis*, *Pseudosinella alba*, *Tomocerus vulgaris*. В спектре жизненных форм на протяжении всего градиента рекреационной нагрузки доминировала гемизадафическая группа коллембол.

В эксперименте, моделируя разную рекреационную нагрузку в области «промежуточных нарушений», мы получили интересный результат. На опытных площадках при всех режимах вытаптывания общая численность и количество видов достоверно снижались, а агрегированность всегда возрастала (табл. 5). Однако структура доминирования практически не менялась и была представлена следующими видами: *Lepidocyrtus lignorum*, *Protaphorura armata*, *Tomocerus vulgaris*. В опыте при всех режимах нагрузки, как и в контроле, преобладали верхнеподстилочные виды.

Таблица 5

Основные характеристики населения коллембол при разных режимах вытаптывания
(градиент рекреационных нагрузок, экспериментальные площадки)

Участки	Всего экземпляров	Среднее кол.экз./пробу ($\bar{X} \pm m$)	Количество видов в серии	Агрегиро- ванность
в градиенте рекреации				
Контроль	409	7,6±1,9	16	6,6
Обочина	533	9,7±2,6	20	2,9
Тропа	128	2,4±0,7	17	10
экспериментальные площадки до / после эксперимента				
Контроль	171 / 202	5,2± 2,7/ 6,1±2,5	18 / 18	2,1 / 1,2
Минимальная нагрузка	156 / 121	4,7±1,1 / 3,7±2,6	21 / 13	0,3 / 3,9
Средняя нагрузка	198 / 49	6±1,6 / 1,5±0,7	23 / 13	0,4 / 1,1
Максимальная нагрузка	304 / 116	9,2±2,6 / 3,5±2,6	21 / 12	0,6 / 4,4

Пояснения: В «градиенте» использован индекс относительной дисперсии, для «площадок» индекс Кэсси.

Интересно, что анализ биотопических групп показал, основу населения коллембол во всех случаях и режимах нагрузки формировали эвритопные виды (рис. 6). В обоих биотопах отмечалась небольшая численность видов-специалистов (*Isotomiella minor*, *Orchesella flavescens*, *Proisotoma minima* и др.), в то время как в ненарушенных лесах она составляет не менее 40% (Кузнецова, 2003, 2005). Такая низкая доля специализированных видов, вероятно, обусловлена рекреационной нарушенностью леса в целом.

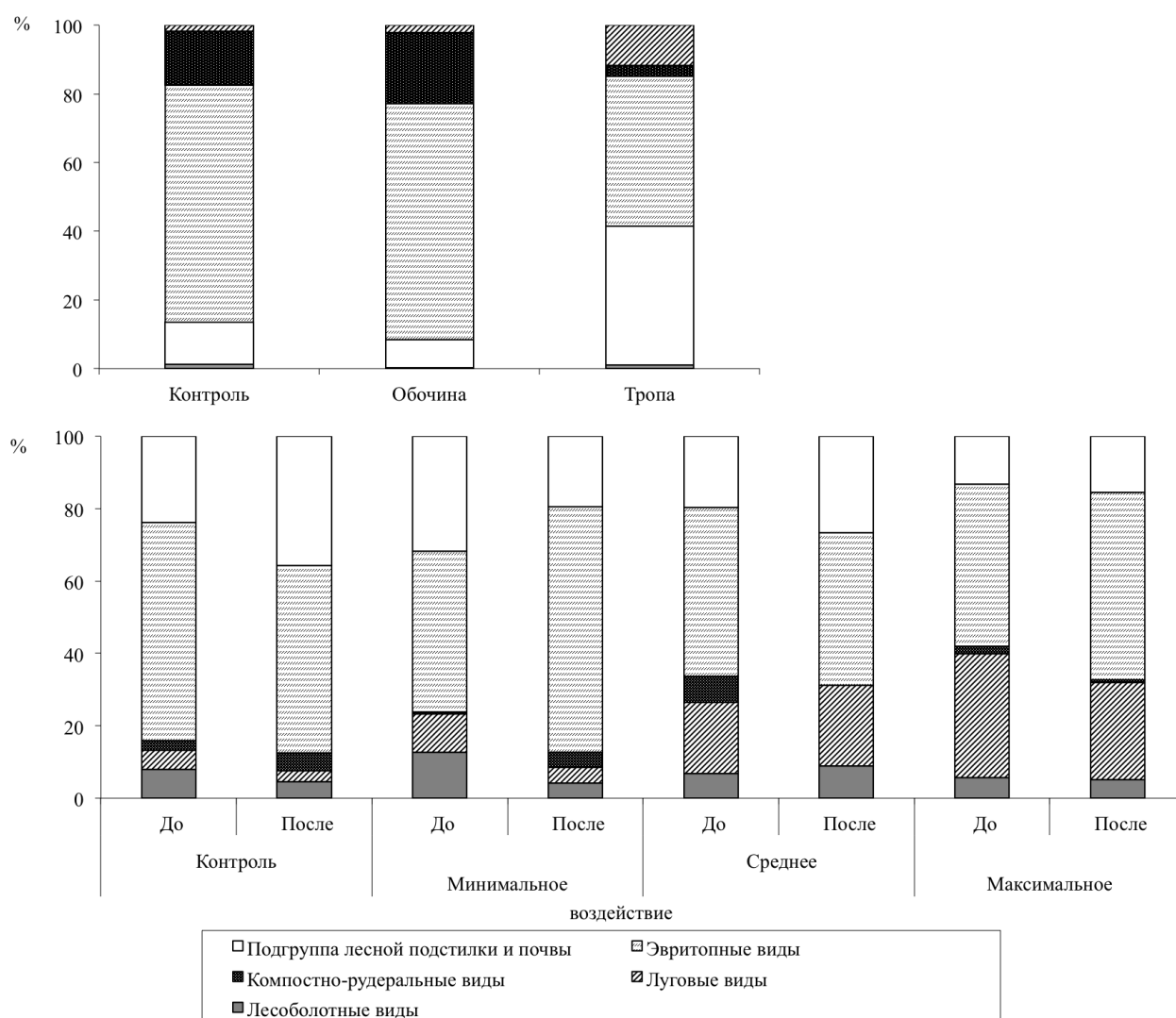


Рис. 6. Соотношение биотопических групп коллембол в градиенте рекреационных нагрузок и в эксперименте (численность %)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Коллемболы традиционно используются в качестве репрезентативной группы педобионтов при изучении последствий антропогенных нарушений почвенного яруса экосистем.

Ногохвостки демонстрируют определенные ответные реакции на вытаптывание. При сильных, максимальных нарушениях (например, тропа) последствия рекреации для коллембол однозначны: снижение во много (5-10) раз численности особей в популяциях, которая сопровождается усилением агрегированности. Коллемболы образуют скопления, в которых сосредоточены практически все особи. При промежуточных нарушениях численность и

агрегированность изменяются по-разному. Может происходить утрата скоплений второго порядка, как показано на отдельных видах коллембол. Пространственная структура, как и численность популяций, изменяются под воздействием вытаптывания менее чем за месяц, как показано в эксперименте.

Последствия максимальной рекреационной нагрузки однотипны на уровне таксоцена. Это рост агрегированности населения на фоне снижения общей численности и количества видов. Увеличение агрегированности можно объяснить локальным выживанием ногохвосток на тропах благодаря неровностям их поверхности. В градиенте нарушений может происходить увеличение видового разнообразия коллембол, соответствующее гипотезе «промежуточных нарушений» (Connell, 1978). При слабом рекреационном вмешательстве изменения таксоцена коллембол в целом мало предсказуемы даже по таким ключевым параметрам, как общая численность и пространственное распределение.

Нами обнаружено, что при рекреационном воздействии на лесные экосистемы во всем лесном массиве, т.е. даже на условно контрольных участках, происходит снижение доли специализированных видов ногохвосток, в то время как в ненарушенных лесах виды-специалисты составляют 40 и более % численности населения. Подобные изменения, свойственны антропогенно нарушенным территориям, в которых сообщество представлено, в основном, широко распространенными эвритопными и рудеральными видами – проявление так называемого эффекта «тривиализации», или «банализации» фауны.

ВЫВОДЫ

1. Использование теоретических статистических распределений, в сочетании с особым образом иерархически сгруппированными пробами, позволяет оценить соотношение размеров проб и агрегаций, а также параметры пространственного размещения коллембол. Установлено, что коллемболы образуют скопления площадью до 100 и более см². При этом оптимальным размером учета численности и пространственной структуры являются пробы размером 12 см².
2. Показано наличие двухуровневой пространственной структуры (мелкие скопления в более крупных) для некоторых видов ногохвосток в ненарушенных условиях. Эта иерархия пространственной структуры популяций может утрачиваться уже при умеренной рекреационной нагрузке.
3. Сильное рекреационное воздействие сопровождается усилением агрегированности и снижением численности популяций ногохвосток. При умеренном воздействии наблюдаются разные тенденции изменений численности и пространственного распределения, как усиление, так и ослабление агрегированности. Экспериментально показано, что при сплошном вытаптывании с недельными интервалами менее чем за месяц происходит изменение не только плотности популяций, но и их пространственного распределения.
4. Общая численность и количество видов коллембол снижаются при максимальной рекреационной нагрузке, но слабое вытаптывание может стимулировать увеличение значений обоих показателей.
5. Не только вблизи троп, но и во всем массиве рекреационного леса отмечено явление «банализации» фауны коллембол, т.е. снижение доли видов-специалистов. Видовая структура и спектр жизненных форм в градиенте рекреационной нагрузки не обнаружили заметных изменений.

Список публикаций по теме диссертации

Журналы из перечня изданий, рекомендованных ВАК:

1. Таранец И.П., Кузнецова Н.А., Смуров А.В. Влияние рекреации на пространственное распределение почвообитающих коллембол в лесных экосистемах // Вестник Московского государственного университета леса «Лесной вестник», № 3 (72), 2010. – С. 199-206.
2. Таранец И.П., Смуров А.В., Кузнецова Н.А. Оценка горизонтального распределения почвенных коллембол методом «разноразмерных треугольников» // Известия Пензенского государственного педагогического университета имени В. Г. Белинского. Естественные науки. № 25, 2011. – С. 22-28.
3. Таранец И.П., Смуров А.В., Кузнецова Н.А. Репрезентативность проб разного размера при учете численности и оценке горизонтального распределения почвенных коллембол // Вестник Московского университета. Серия Биология, № 3, 2012. – С. 44-48.
Taranets I. P., Smurov A. V., and Kuznetsova N. A. Different size sample representativeness in population accounting and estimation of horizontal distribution of soil-dwelling Collembola // Moscow University Biological Sciences Bulletin, 2012, Vol. 67, No. 3–4, pp. 126-129.

Другие издания:

4. Таранец И.П. Влияние разной степени рекреационной нагрузки на почвообитающих коллембол // Тезисы докладов Второй Всероссийской конференции «Биогеография почв». – М.: МГУ, 2009. – С. 80.
5. Таранец И.П. Влияние разной степени рекреационной нагрузки и пути выживания почвообитающих коллембол // Сборник статей. Вып. 5. – М.: Академия МНЭПУ, 2009. – С. 62-67.
6. Таранец И.П. Метод «разноразмерных треугольников» при оценке изменения горизонтального распределения почвенных коллембол под влиянием рекреации // Проблемы почвенной зоологии (Материалы XVI

- Всероссийского совещания по почвенной зоологии). Под ред. Б.Р. Стригановой. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2011. – С. 152.
7. Таранец И.П. Пространственное размещение коллембол как индикаторов рекреационной нагрузки // Биодиагностика в экологической оценке почв и сопредельных сред. Тезисы докладов Международной конференции. – М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2013. – С. 205.