

# ЛОКАЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КОЛЛЕМБОЛ (HEXAPODA, COLLEMBOLA) В СТАРОВОЗРАСТНЫХ ЛАНДШАФТАХ ЛЕСОСТЕПИ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Ю. Б. Шveenкова

Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь», Россия, 440031, г. Пенза, ул. Окружная, 12а  
E-mail: jushv@mail.ru

## LOCAL COLLEMBOLAN DIVERSITY (HEXAPODA, COLLEMBOLA) IN OLD-GROWTH LANDSCAPES OF MIDDLE VOLGA FOREST-STEPPE

Yu. B. Shveenkova

State Nature Reserve "Privolzhskaya Lesostep", 12a Okruzhnaya street, Penza, 440031, Russia  
E-mail: jushv@mail.ru

**Аннотация.** Актуальность и цели. Граница донского языка ледника проходит в лесостепной зоне Среднего Поволжья по территории Пензенской области. В старовозрастных почвах внеледниковых территорий с наименьшей антропогенной нагрузкой возможно выявление богатой и разнообразной фауны коллембол, а также нахождение редких видов. Цель работы – анализ локального фаунистического разнообразия и основных параметров населения коллембол в старовозрастных ландшафтах заповедной Кунчеровской лесостепи. *Материалы и методы.* Обследованная в 2000–2016 гг. территория не затронута Днепровским оледенением. Несмотря на легкий механический состав почв, почвообразование протекает здесь по черноземному типу. И, наконец, участок представлен многообразием лесных, степных и опушечных биотопов на плакоре. Почвенные образцы до 20 см глубиной в 2000–2006 гг. и до 10 см глубиной в 2009–2015 гг. брали весной, летом и осенью. Коллембол извлекали эклиторным методом (всего обследовали 14 биотопов, 21 учет, 930 проб, 23 631 экз.). *Результаты.* Проведен анализ фауны коллембол Кунчеровского участка. Представлены доминирующие виды, а также основные параметры населения коллембол в различных биотопах лесостепи (степных, опушечных, лесных). *Выводы.* Выявлено высокое локальное разнообразие коллембол – на участке площадью 984 га отмечено 122 вида. Пятая часть фаунистического спектра представлена узкораспространенными и (или) редкими видами. Выявление некоторых европейских видов в лесостепной зоне России (впервые отмечено пять видов) значительно расширяет восточные границы их ареалов. Мы отмечаем вторую точку нахождения для трех видов коллембол, описанных ранее из Польши, Болгарии, Украины и Словакии. Еще шесть видов являются новыми для науки (три из них в настоящее время описаны). Несмотря на засушливые условия Кунчеровского участка, фаунистический комплекс коллембол представлен разнообразными экологическими группами, выражено преобладание специализированных обитателей как лесных биотопов – 37 %, так и открытых пространств – 33 %.

**Ключевые слова:** коллемболы, лесостепь, Среднее Поволжье, редкие виды, внеледниковые территории, старовозрастные ландшафты.

**Abstract.** *Background.* The border of the Don's part of the glacier passes in the forest-steppe zone of the Middle Volga in the Penza region. It is possible to identify the rich and diverse fauna of collembolans, as well as to find rare species in the old-growth soils of non-glacial areas with the lowest anthropogenic impact. The aim of the work is to analyze the local faunal diversity and the key parameters of collembolan population in the old-growth landscapes of the protected Kuncherovskaya forest-steppe. *Materials and methods.* The territory surveyed in 2000–2016 is not affected by the Dnieper glaciation. Despite the light mechanical composition of soils, soil formation takes place here according to the chernozem type. And finally, the site presents a diversity of forest, steppe and forest-edge habitats at the placore. Soil samples up to 20 cm deep in 2000–2006 and up to 10 cm deep in 2009–2015 were taken in spring, summer and autumn. The collembolans were removed using the eclector method (in total 14 biotopes, 21 accounting, 930 samples, 23 631 specimen were studied). *Results.* The fauna of collembolans at the Kuncherovski site was analyzed. The dominant species and the main parameters of collembolan population in different habitats of forest-steppe (steppe, forest-edge, forest) were presented. *Conclusions.* A high local diversity of collembolans was identified – 122 species were observed at the site of 984 hectares. The fifth part of the faunal spectrum is presented by narrowly spread and (or) rare species. Detection of some European species in the forest-steppe zone of Russia (5 species were noted for the first time) significantly expands the Eastern borders of

their natural habitats. We specify a second point of location for the 3 species of collembolans, previously described in Poland, Bulgaria, Ukraine and Slovakia. Another 6 species are new to science (three of them are currently described). Despite the dry conditions of the Kuncherovski site, faunistic complex of collembolans consists of various ecological groups. Predominance of the specialized inhabitants in both forest biotopes (37 %) and open spaces (33 %) is profound.

**Key words:** collembola, forest-steppe, middle Volga region, rare species, non-glacial areas, old-growth landscapes.

## Введение

В зоне европейской лесостепи выявляется граница распространения Днепровского ледника. В ландшафты на старовозрастных почвах внеледниковых территорий вклиниваются более молодые области равнин (на отложениях четвертичного возраста). Граница донского языка ледника проходит в лесостепной зоне Среднего Поволжья по территории Пензенской области. С одной стороны, мозаичность почвенного покрова в сочетании с постгляциальным неоднородным рельефом может быть причиной обособленных (дизъюнктивных) ареалов наиболее древних видов почвенных микроартропод. В то же время в старовозрастных почвах внеледниковых территорий с наименьшей антропогенной нагрузкой возможно выявление богатой и разнообразной фауны коллембол, а также нахождение редких видов.

Сведения о ногохвостках лесостепной зоны Среднего Поволжья ограничиваются в основном данными М. М. Алейниковой и Е. Ф. Мартыновой [1]. Последующие исследования коллембол в этом регионе проводились на участках со значительной антропогенной нагрузкой [2–4]. Естественные степные биотопы оставались практически не изученными. Наши исследования в 1999–2001 гг. [5, 6] позволили установить особенности фаунистических комплексов коллембол на лесостепных участках заповедника «Приволжская лесостепь».

**Цель работы** – анализ локального фаунистического разнообразия и основных параметров населения коллембол в старовозрастных ландшафтах заповедной Кунчеровской лесостепи.

## Материалы и методы

Исследования коллембол проводили в 2000–2016 гг. (табл. 1) на лесостепном участке заповедника «Приволжская лесостепь», находящегося в центральной части Приволжской возвышенности в пределах главного водораздела между Волгой и Доном. Участок Кунчеровская лесостепь площадью 984 га расположен на водораздельном плато между реками Кадада и

Уза, на южной оконечности Сурско-Мокшинской полосы поднятий, на южных отрогах возвышенности Сурская шишка (330 м). Для сравнения: наивысшая точка Приволжской возвышенности – 381 м – отмечается в Жигулевских горах, в непосредственной близости от Волги. Из истории землепользования известно, что территория находилась под лесом и сенокосными полянами. Степь до революции подвергалась сенокосно-пастбищному воздействию, а во время войны использовалась как аэродром [7]. Днепровское оледенение не достигло пределов данной территории.

Две трети участка занято лесными сообществами – в основном дубравами – и производными насаждениями из осины и липы, а также молодыми сосновыми культурами [8]. Этот участок, согласно лесорастительному районированию, входит в Приволжско-Окский округ подзоны смешанных лесов. Степная растительность Кунчеровского участка характеризуется преобладанием ковылей (*Stipa pennata* L., *S. tirsia* Stev.) и пустынного овсеца (*Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski) [9]. Степные формации характеризуются развитием почв черноземного облика на песчаных отложениях («черноземы неполноразвитые маломощные легкосуглинистые») [10]. Несмотря на ограничения, связанные с легким гранулометрическим составом материнских пород, почвообразование протекает по черноземному типу под влиянием лугово-степной растительности и (или) климата. Принципиальных отличий в типовом разнообразии почвенного покрова между лесными и степными участками Кунчеровской лесостепи не обнаружено [11] (см. табл. 1).

Обследовали четыре степных биотопа (1-Т – степь разнотравно-типчачковая, 2-Кв – степь разнотравно-пустынноовсецово-узколистноковыльная, 3-Кс, 4-Кс – степь береговокострецово-разнотравная), один луговой (5-В – луг разнотравно-наземно-вейниковый), три опушечных (6-ОпI – степь береговокострецово-разнотравная с молодыми всходами сосны; 7-ОпII – поляны на границе со степью с редкими деревьями – сосна, дуб – и кустарниками, 8-ОпIII – зарастающая поляна в лесу) и шесть лесных (9-Дз – дубрава разнотравно-злаковая, 10-Дк – дубрава бересклетовая мертвопокровная, 11-Дс –

дубрава с сосной разнотравная, 12-Ос – осинник разнотравно-снытевый, 13-Ок – осинник

кустарниковый с жостером слабительным, 14-Сл – сосняк лишайниковый) (см. табл. 1).

Таблица 1

Характеристика обследованных биотопов и сроки учетов

Table 1

Characteristic features of the explored biotopes and timing of studies

Тип биотопа/ обозначение	Биотоп	Почвы	Сроки учетов/ число учетов
Степь/1-Тп	Степь разнотравно-типчаковая	Черноземы неполноразвитые маломощные легкосуглинистые	06, 09. – 2000, 2001/4
Степь/2-Кв	Степь разнотравно-пустынноовсецово-узколистноковыльная		
Степь/3-Кс	Степь береговокострещево-разнотравная		
Степь/4-Кс	Степь береговокострещево-разнотравная		05, 07, 10. 2009, 05, 07, 09. 2010, 05, 10. 2011, 06, 09. 2014, 09. – 2015, 2016/12
Луг/5-В	Луг разнотравно-наземнойниковый		06, 09. – 2000, 2001/4
Опушка/6-Оп I	Степь береговокострещево-разнотравная с молодыми всходами сосны		05, 07, 10. 2009, 05, 07, 09. 2010, 05, 10. 2011, 06, 09. 2014, 09. – 2015, 2016/12
Опушка (поляна)/ 7-Оп II	Поляны с редкими деревьями – сосна, дуб – и кустарниками	Черноземы выщелоченные среднемощные среднесуглинистые	05, 07, 10. 2009, 05, 07, 09. 2010, 05, 10. 2011, 06, 09. 2014, 09. – 2015, 2016/12
Опушка (поляна)/ 8-Оп III	Зарастающая поляна в лесу		
Лес/9-Дз	Дубрава разнотравно-злаковая		06, 09. 2001/2
Лес/10-Дб	Дубрава бересклетовая мертвопокровная		05, 07, 10. 2009, 05, 07, 09. 2010, 05, 10. 2011, 06, 09. 2014, 09. – 2015, 2016/12
Лес/11-Дс	Дубрава с сосной разнотравная		05, 06, 09. 2003, 05, 07, 10. 2006/6
Лес/12-Ос	Осинник разнотравно-снытевый		05, 07, 10. 2009, 05, 07, 09. 2010, 05, 10. 2011, 06, 09. 2014, 09. – 2015, 2016/12
Лес/13-Ок	Осинник кустарниковый с жостером слабительным		
Лес/14-Сл	Сосняк лишайниковый		

Почвенные образцы до 20 см глубиной в 2000–2006 гг. и до 10 см глубиной в 2009–2015 гг. брали весной, летом и осенью в 10-кратной повторности. В степи и на лугу пробы отбирали случайным образом в пределах площадки 10×10 м. В лесных и опушечных биотопах точки расположены линиями – по пять проб между случайно выбранными парами деревьев. Одна линия включает две пробы у комля (дерева 1 и дерева 2), две пробы в проекции кроны (дерева 1 и дерева 2) и одну пробу в «окне» между деревьями 1 и 2. Диаметр бура ~ 5,5 см. Коллембол извлекали эклекторным методом (всего

21 учет, 930 количественных проб, 23 631 экз. коллембол). Также отбирали качественные пробы коллембол.

Таксономическое положение видов из семейств Hypogastruridae, Sminthuridae, Isotomidae устанавливали по современным определительным ключам [12–16]. При анализе семейства Onychiuridae учитывали новые подходы и более дробную систематику [17, 18]. За основу выделения ареалов принята система К. Б. Городкова [19]. Использована сетевая база Checklist of Collembola: databases. World-wide biogeographic distribution [20], а также фауни-

стические работы [21–23]. На основе этих же работ выявлена экологическая специфика (ксерорезистентный, влаголюбивый, редкий вид) и биотопическая приуроченность (встречаемость в лесах, лугах, открытых биотопах, антропогенно нарушенных ландшафтах) конкретных видов. К доминантам отнесены виды с относительным обилием более 12,4 %, к субдоминантам – 3,9–12,4 %, малочисленным – 1,3–3,9 %, редким – менее 1,3 % (шкала Энгельмана). Жизненные формы определены по системе С. К. Стебаевой [24].

## Результаты и обсуждение

### Фауна коллембол Кунчеровского участка.

В Кунчеровской лесостепи обнаружено 122 вида

коллембол (16 семейств, 67 родов), что составляет примерно 70 % фауны заповедника (166 видов). Для сравнения: в восточноевропейских широколиственных лесах России (8 регионов) выявлено 153 вида коллембол [22]. Таким образом, можно говорить о высоком локальном разнообразии коллембол заповедного Кунчеровского участка.

Преобладающие семейства – Onychiuridae, Isotomidae – составляют четвертую и пятую части фаунистического спектра (рис. 1,а). Отмечается значительная доля в видовом составе энтомобриид, гипогаструрид и неанурид (от 15 до 10 %). Наиболее насыщены рода *Mesaphorura* (8 видов), *Protaphorura* (7 видов) и *Folsomia* (7 видов), остальные включают от 4 до 1–2 видов.

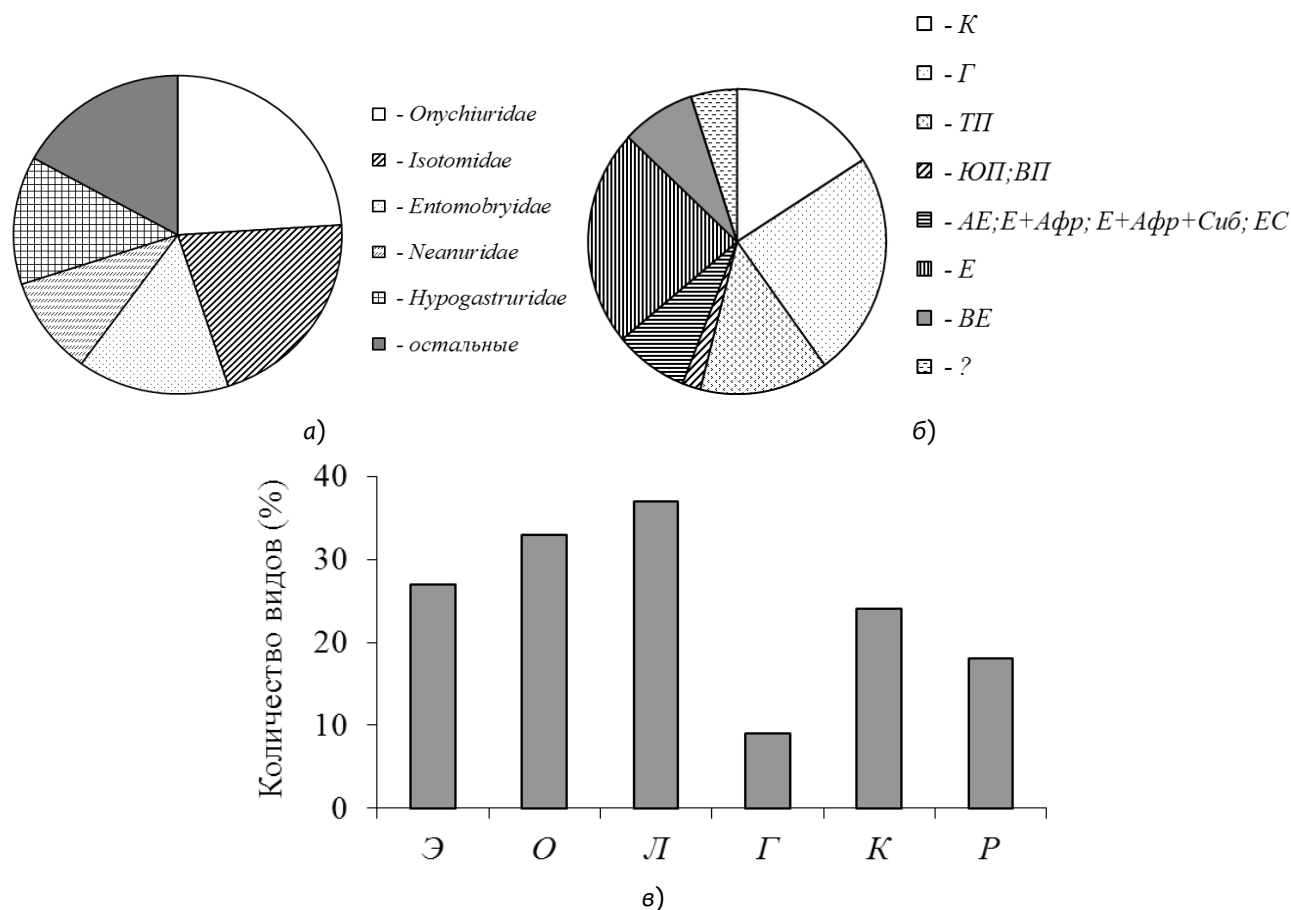


Рис. 1. Соотношение семейств (а), зоогеографических (б) и экологических (в) групп в фауне Кунчеровской лесостепи (зоогеографические группы (типы ареалов)): К – космополит; Г – голаркт; ТП – транспалеаркт; ЮП – южнопалеарктический; ВП – восточнопалеарктический; АЕ – американско-европейский; Афр – африканский; Сиб – сибирский; ЕС – евросибирский; Е – европейский; ВЕ – восточноевропейский; ? – вид с неясным распространением. Экологические группы: Э – эвриотопный; О – обитатель открытых пространств, степей и лугов; Л – лесной; Г – гигрофильный; К – ксерорезистентный; Р – редкий

Fig. 1. Ratio of families (a), zoogeographic (б) and ecological (в) groups in the fauna of the Kuncherovskaya forest-steppe (zoogeographical groups (types of natural habitats)): К – cosmopolitan plant; Г – golark; ТП – transpaleartic species; ЮП – southern palaeartic; ВП – eastern palaeartic; АЕ – American-European; Афр – African; Сиб – Siberian; ЕС – European-Siberian; Е – European; ВЕ – Eastern European; ? – species with unclear spread. Ecological groups: Э – eurytopic; О – inhabitant of open spaces, steppes and meadows; Л – forest; Г – hygrophilous; К – xero resistant; Р – rare

Примерно половина обнаруженных видов широко распространены: космополиты, голаркты и транспалеаркты (рис. 1,б) (в сумме составляют 54 %). На участке зарегистрирован южнопалеарктический вид *Ceratophysella stercoraria* (Stach) и восточнопалеарктический *Protaphorura subarctica* (Martynova) (эти виды обнаружены соответственно на северной и южной границах своих ареалов).

Значительная доля европейских видов отмечена в фауне Кунчеровского участка (27 видов, 23 %): *Neonaphorura adulta* (Gisin), *Mesaphorura critica* Ellis, *Stenaphorura lubbocki* Bagnall, *Protaphorura gisini* (Haybach), *P. pannonica* (Haybach), *Tetracanthella pilosa* Schött, *Anurophorus laricis* Nicolet и др.

Многие из обнаруженных видов (в основном из числа европейских, но некоторые и с широкими ареалами) характеризуются как редкие, не развивают высокую численность (рис. 1,в): голарктический вид *Axenyllodes bayeri* (Kseneman), евросибирский *A. ghilarovi* (Martynova), южнопалеарктический *C. stercoraria* (Stach), выявленный в Европе и Африке *Micranurophorus musci* Bernard, а также европейские – *Endonura lusatica* (Dunger), *Neanura minuta* Gisin, *Pseudachorutes pratensis* Rusek, *Pratanurida podolica* Kaprus' et Weiner, *Doutnacia xerophila* Rusek, *Karlstejnia norvegica* (Fjellberg), *Folsomia dovrensis* Fjellberg, *Mesaphorura hylophila* Rusek, *Isotomodes sexsetosus sexsetosus* Gama, *Jesenikia filiformis* Rusek, *Proisotoma clavipila* (Axelson). Эти виды, вероятно, являются регионально стенотопными, они обычно регистрируются в единичных экземплярах и не развивают высокие плотности [25]. Исследователи обращают внимание на трудность обнаружения этих форм в связи с мелкими размерами и единичной встречаемостью. Поэтому реальные их ареалы, вероятно, более широки. Например, *P. podolica* регистрируется в нескольких степных местообитаниях Украины, для видов *E. lusatica*, *K. norvegica*, *P. pratensis*, *I. sexsetosus sexsetosus*, *N. minuta* восточная граница распространения фиксировалась в пределах средней Европы, а последний вид недавно отмечен на Кавказе. Обнаружение этих видов в средней полосе России позволяет расширить их ареалы далее на восток лесостепной зоны.

10 видов коллембол отличаются наиболее узкими восточноевропейскими ареалами: *Metaphorura orestia* Pomorski et al., *Simonachorutes weinerae* Skarżyński et al., *Pongeiella stojanovorum* Pomorski et Skarżyński, *Stachorutes gracilis* Smolis et Shvejonkova, *Najtiaphorura dobrolubovae* Shvejonkova et Potapov, *Oligaphorura*

*stojkoe* (Shvejonkova et Potapov), *O. uralica* Khanislamova, *Folsomia tatarica* Martynova, *F. volgensis* Martynova, *Appendisotoma bisetosa* Martynova. Большинство являются редкими; только *A. bisetosa*, *M. orestia*, *F. volgensis* и *O. uralica* могут развивать высокие численности. Ареалы *A. bisetosa* и *F. tatarica* Martynova, ограничены европейской частью России (не выявлены на Украине и в Сибири).

Первые три вида *S. weinerae*, *P. stojanovorum*, *M. orestia* отмечены ранее только в типовых местообитаниях (т.е. в месте нахождения голотипа) – в степях или лишайниках на песчаных дюнах в Польше, Болгарии, Украине и Словакии. Выявление этих видов на Кунчеровском участке подтверждает их дизъюнктивный ареал.

Три вида, новые для науки (их ареал условно обозначен как восточно-европейский), описаны по нашим материалам из заповедника «Приволжская лесостепь». Экземпляры *S. gracilis* собраны в наиболее ксерофитных биотопах Кунчеровского участка – типчаковой степи и сосняке лишайниковом [26], *N. dobrolubovae*, *O. stojkoe* выявлены в костречовой степи [27, 28]. Предположительно новыми являются *Oligaphorura* sp.n. (aff. *tuvinica*) – вид обнаружен в осиннике кустарниковом, *Oligaphorura* sp.n. (aff. *absoloni*), *Wankeliella* sp.n. (aff. *intermedia*) – выявлены на лугу вейниковом при исследовании глубоких горизонтов 30–60 см.

Фаунистический комплекс коллембол участка представлен различными экологическими группами видов, при этом выражено преобладание специализированных форм. Более трети видов (37 %) – обитатели лесных биотопов (рис. 1,в). Также третья часть фаунистического спектра (33 %) – обитатели открытых пространств, среди них большинство видов являются ксерорезистентными (24 %). Примерно четвертая часть видов (27 %) встречается как в лугах, степях, так и в лесах, и в целом относится к эврибионтам. Несмотря на засушливые условия участка, здесь найдено 10 влаголюбивых видов.

**Население коллембол в степных, лесных и опушечных биотопах.** В биотопах за отдельные учеты регистрируется 15–25 видов коллембол, за 4 учета этот показатель возрастает в 1,5–2 раза, и за 12 учетов в биотопе насчитывается порядка 55–65 видов (табл. 2). Среднее обилие варьируется от 6–7 тыс. экз./м<sup>2</sup> в каждом типе биотопов, и до 12–24 тыс. экз./м<sup>2</sup> в степных и лесных соответственно. Промежуточные значения обилия фиксируются в опушечных комплексах и на лугу.

Таблица 2

Доминирующие виды и показатели таксоценов коллембол в биотопах Кунчеровской лесостепи

Table 2

Dominant species and indicators of taxocenes in the biotopes of the Kuncherovskaya forest-steppe

Вид, ж.ф., показатель	Биотоп	1- T	2- Kв	3- Kс	4- Kс	5- B	6- On I	7- On II	8- On III	9- Дз	10- Дб	11- Дс	12- Ос	13- Ок	14- Сл
<i>Folsomides portucalensis</i> Gama	Hnc	<b>41,5</b>		+						+					
<i>Metaphorura orestia</i> Pomorski at all	Bn	+	<b>18,7</b>	<b>12,6</b>		5				+					
<i>Isotoma viridis</i> Bourlet	Bnc	+	6	<b>13,1</b>		6				4,6		+		+	+
<i>Isotomodes productus</i> (Axelson)	Bn	11	9,8	12,2	<b>29</b>	+	5,4	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Appendisotoma bisetosa</i> Martynova	Bnc		<b>20,5</b>	<b>10,4</b>		<b>20,6</b>									
<i>Mesaphorura krausbaueri</i> Börner	Gn	+		7,3	6,1	<b>12,9</b>	<b>14,6</b>	<b>24,6</b>	6,6	+	+	+	+		+
<i>Hypogastrura vernalis</i> (Carl)	Bnc	10,8		+	8,4		<b>12,5</b>	+	+		+		+		
<i>Protaphorura gisini</i> (Haybach)	Bn	+	+	+	9,9	6,3	<b>13</b>	10,8	+	7	+	+	5,3	+	+
<i>Anurophorus laricis</i> Nicolet	Bnc							<b>13,4</b>	+						
<i>Entomobrya nivalis</i> (Linnaeus)	A				+		+	4,3	<b>12,5</b>		+		5		
<i>Sminthurinus alpinus</i> Gisin	Bnc			+		+				<b>13</b>		+		+	+
<i>Folsomia volgensis</i> Martynova	Пn				+			+	+	+	<b>15,8</b>	<b>4,5</b>	7,1	<b>13,4</b>	<b>36,8</b>
<i>Pseudosinella alba</i> (Packard)	Hnc		+	+	+		+	+	5,1		<b>17</b>	4	6,3	4,9	
<i>Tomocerus minutus</i> (Tullberg)	Hnc							+			+	9	+	+	<b>22,7</b>
<i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer)	Hnc	+	<b>19,8</b>	+	6,6	<b>23,4</b>	+	<b>13,6</b>	+	<b>52</b>	<b>17</b>	<b>47</b>	5,5	<b>30,4</b>	5,4
<i>Folsomia manolachei</i> Bagnall	Пn	<b>15,7</b>			+			+	<b>34</b>		<b>17,1</b>	8,7	<b>37</b>	<b>27</b>	+
Ср. число видов за учет		15	19	19	18	21	19	25	25	21	21	15	24	14	15
Ср. обилие (тыс. экз./м <sup>2</sup> )		12,3	7,5	6	7,6	13,5	7,6	17,9	10,9	11	21	7,1	24	8	7
Число видов за 4 учета		36	30	38	37	30	41	46	49	32	43	31	41	34	35
за 6 учетов					39		45	53	50		46	34	47	36	36
за 12 учетов					54		57	69			62		65		

Примечание. Обозначения биотопов как в табл. 1, относительное обилие доминантов выделено жирным шрифтом, + – обилие вида ниже порога субдоминантов, ж.ф. – жизненная форма: A – атмобрионт, Bnc – верхнеподстилочный, Hnc – нижнеподстилочный, Пn – подстильно-почвенный, Bn – верхнепочвенный, Gn – глубокопочвенный.

Эвритопные полупочвенные виды *Parisotoma notabilis* и *Folsomia manolachei* проявляют наиболее высокую степень доминирования (выше 30 %). Они могут достигать высокого обилия в различных биотопах, однако тяготеют к лесам, где вместе с лесостепным видом *F. volgensis* часто составляют основу населения. В лесных биотопах обильны подстилочные формы: в сосняке лишайниковом – *Tomocera minuta*, в дубраве – *Sminthurinus alpinus* и *Pseudosinella alba*, для последних видов отме-

чают приуроченность как к открытым биотопам, так и к сухим лесам.

Характерный доминант опушечных и лугового биотопов – эврибрионтный глубокопочвенный вид *Mesaphorura krausbaueri*. Специфические доминанты опушки (достигающие высокого относительного обилия в каком-то одном биотопе) достаточно разнообразны: атмобрионт *Entomobrya nivalis*; почвенный вид, характерный для агроценозов – *Protaphorura gisini*; подстилочные виды – *Hypogastrura*

*vernalis* – отмечают и в лесах, и в открытых ландшафтах; *Anurophorus laricis* – лесной ксерорезистентный вид, встречается в лишайниках на ветках деревьев и камнях.

Массовые виды степи – гигро-мезофильные и луговые *Isotoma viridis*, *Metaphorura orestia*, обитатели степей и открытых пространств *Appendisotoma bisetosa*, *Isotomodes productus*, *Folsomides portucalensis*. Для *A. bisetosa* отмечаются массовые выходы на снег, что зафиксировано также в Пензенской области (Земетчинский район, с. Черный Яр). Последние два вида ксерорезистентные. Интересны факты из биологии *F. portucalensis* [16]. Это обычный вид в различных типах подстилки на Канарских островах [29]. В Италии и Венгрии это степной ксерофил в континентальных и литоральных песках [30]. В юго-западной Сибири он предпочитает лугово-степные солонцы в верхней части озерных катен ([31] как *Folsomides* sp. cf. *variabilis*). В юго-восточной Франции он может переживать засушливые периоды во взрослом состоянии при обезвоживании (в состоянии ангидробиоза) [32]. На Кунчеровском участке заповедника этот вид – доминант в наиболее ксерофитной типчаковой степи, тогда как в других степных биотопах участка он встречается в единичных экземплярах.

Таким образом, степные, опушечные и лесные комплексы характеризуются соответствующими наборами массовых видов коллембол. В целом спектр доминирующих видов коллембол отражает разнообразие фитоценозов лесостепного заповедного участка. Отдельно можно выделить глубокопочвенный вид *Neonaphorura adulta* (Gisin), который редко фиксируется стандартными методами учета в горизонтах выше 10 см. В глубоких слоях вейникового луга его обилие составляет выше 30 % от общей численности коллембол в вертикальном профиле.

### Заключение

Выявлено высокое локальное разнообразие почвообитающих коллембол в лесостепи Среднего Поволжья. На небольшой по площади исследуемой территории (984 га) отмечено 122 вида коллембол, что сопоставимо с фауни-

стическим списком для крупномасштабного исследования по восточноевропейским широколиственным лесам (153 вида на территории России) [22]. Пятая часть видов Кунчеровского участка – узко распространенные и (или) редкие. Выявление некоторых европейских форм в лесостепной зоне России (впервые отмечено пять видов) значительно расширяет восточную границу их ареалов. Мы отмечаем вторую точку нахождения для трех видов, описанных ранее из Польши, Болгарии, Украины и Словакии. Шесть новых для науки видов – также немало для небольшого участка в средней полосе России, расположенного недалеко от населенных пунктов.

Специфика почвенной фауны заповедного Кунчеровского участка, вероятно, связана с уникальностью всего природного комплекса. Однако какие факторы в большей степени определяют высокое локальное разнообразие коллембол в лесостепи Среднего Поволжья? Несомненно, необходимо учитывать степень антропогенного воздействия (шадающий режим природопользования в прошлом и статус заповедного участка в настоящее время). С другой стороны, геологические факторы могут быть наиболее значимыми, поскольку мы исследовали старовозрастные внеледниковые ландшафты. Также, возможно, ведущую роль играют климатические процессы, которые обуславливают высокое ценогенное разнообразие территории в лесостепной зоне (сочетание различных лесных, степных и луговых формаций на плакоре). Данная работа ставит вопросы и определяет задачи для следующих исследований: какие факторы – географические, климатические или исторические – являются ведущими в формировании локального фаунистического разнообразия коллембол в зоне лесостепи?

### Благодарности

Выражаем искреннюю благодарность М. Б. Потапову, Н. А. Кузнецовой, А. Б. Бабенко, С. К. Стебаевой, А. Smolis, R. J. Pomorski за консультацию и таксономическую работу с материалом. Также признательны автору предоставленных фотографий И. П. Лебяжинской.

### Библиографический список

1. Алейникова, М. М. Ландшафтно-экологический обзор фауны почвенных ногохвосток (Collembola) Среднего Поволжья / М. М. Алейникова, Е. Ф. Мартынова // *Pedobiologia*. – 1966. – Bd. 6. – S. 35–64.
2. Зайнулгабидинов, Э. Р. Изменение комплекса коллембол под влиянием техногенного засоления и рекультивации почв : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Зайнулгабидинов Э. Р. – Казань, 1992. – 18 с.
3. Кузнецова, Н. А. Оценка антропогенной трансформации почвенного населения микроартропод в целях индикации состояния лесов г. Тольятти / Н. А. Кузнецова, С. Н. Иорданский, М. Б. Потапов // *Биоиндикация: теория, методы, приложения* / под ред. Г. С. Розенберг. – Тольятти : Интер-Волга, 1994. – С. 147–175.

4. Тяпкина, А. П. Комплекс микроартропод темно-серых лесных почв юга Нечерноземья в системе севооборота : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Тяпкина А. П. – М. : МПГУ, 1998. – 17 с.
5. Добролюбова, Т. В. Сообщества коллембол (Hexapoda, Collembola) экотонного ряда «степь – лес» в заповеднике «Приволжская лесостепь» / Т. В. Добролюбова, Ю. Б. Шveenкова // Зоологический журнал. – 2004. – Т. 83, № 1. – С. 40–48.
6. Шveenкова, Ю. Б. Фауна и население коллембол (Hexapoda: Collembola) в зональных биотопах лесостепи Среднего Поволжья / Ю. Б. Шveenкова // Зоологический журнал. – 2010. – Т. 89, № 2. – С. 1–17.
7. Добролюбова, Т. В. История заповедника «Приволжская лесостепь» / Т. В. Добролюбова // Биологическое разнообразие и динамика природных процессов в заповеднике «Приволжская лесостепь» : тр. гос. прир. заповед. «Приволжская лесостепь». – Пенза, 1999. – Вып. 1. – С. 7–11.
8. Кудрявцев, А. Ю. Леса / А. Ю. Кудрявцев // Биологическое разнообразие и динамика природных процессов в заповеднике «Приволжская лесостепь» : тр. гос. прир. заповедника «Приволжская лесостепь». – Пенза, 1999. – Вып. 1. – С. 117–124.
9. Дюкова, Г. Р. Перспективы восстановления почвенного и растительного покровов «Островцовской лесостепи» / Г. Р. Дюкова, Л. А. Новикова // Геоботанические, анатомо-морфологические и физиологические особенности растений и растительных сообществ Пензенской области : сб. науч. тр. – Пенза : ПГПИ им. В. Г. Белинского, 1992. – С. 10–14.
10. Силева, Т. М. Характеристика почв Островцовского и Кунчеровского участков заповедника «Приволжская лесостепь» / Т. М. Силева, О. В. Чернова // Биологическое разнообразие и динамика природных процессов в заповеднике «Приволжская лесостепь» : тр. гос. прир. заповед. «Приволжская лесостепь». – Пенза, 1999. – Вып. 1. – С. 25–33.
11. Белобров, В. П. Карта почв участка «Кунчеровская лесостепь» заповедника «Приволжская лесостепь» / В. П. Белобров, А. Я. Воронин, П. Е. Баранцев, А. Ю. Кузнецов // Биологическое разнообразие и динамика природных процессов в заповеднике «Приволжская лесостепь» : тр. гос. прир. заповед. «Приволжская лесостепь». – Пенза, 2016. – Вып. 6. – С. 19–24.
12. Бабенко, А. Б. Определитель коллембол фауны России и сопредельных стран. Семейство Hypogastruridae / А. Б. Бабенко, М. Б. Потапов, С. К. Стебаева, Н. М. Чернова. – М. : Наука, 1994. – 336 с.
13. Bretfeld, G. Synopses on Palaearctic Collembola. Volume 2. Symphypleona / G. Bretfeld // Abhandlungen und Berichten des Naturkundemuseums Görlitz. – 1999. – Bd. 71, № 1. – S. 1–318.
14. Fjellberg, A. The Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part I: Poduromorpha / A. Fjellberg // Fauna Entomologica Scandinavica. – Brill. Leiden ; Boston ; Köln, 1998. – Vol. 35. – 184 p.
15. Перель, Т. С. Почвенное население ельников южной тайги и его изменение в связи с рубкой леса и при смене пород / Т. С. Перель // Педобиология. – 1965. – Т. 5. – С. 102–121.
16. Potapov, M. Synopses on Palaearctic Collembola. Volume 3. Isotomidae / M. Potapov // Abhandlungen und Berichten des Naturkundemuseums Görlitz. – 2001. – Bd. 73, № 2. – S. 1–603.
17. Pomorski, R. J. Onychiurinae of Poland (Collembola: Onychiuridae) / R. J. Pomorski // Genus (International Journal of Invertebrate Taxonomy (Supplement)). – Poland, Wrocław, 1998. – P. 1–201.
18. Dunger, W. Synopses on Palaearctic Collembola. Tullbergiidae / W. Dunger, B. Schlitt // Soil organisms / Senckenberg ; Museum of Natural History Görlitz. – Germany, 2011. – Vol. 83 (1). – P. 1–168.
19. Городков, К. Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон Европейской части СССР / К. Б. Городков // Ареалы насекомых европейской части СССР. Атлас. Карты. – Л. : Наука, 1984. – С. 3–20.
20. Bellinger, P. Checklist of Collembola: databases. World-wide biogeographic distribution / P. Bellinger, K. Christiansen, F. Janssens. – 2008. – URL: <http://www.geocities.com/CapeCanaveral/Lab/1300/doc/database.htm>
21. Капрусь, И. Я. Каталог коллембол (Collembola) і протур (Protura) України / И. Я. Капрусь, Ю. Ю. Шрубович, М. В. Таращук. – Львів, 2006. – 164 с.
22. Чернов, А. В. Население коллембол Восточноевропейских широколиственных лесов / А. В. Чернов, Н. А. Кузнецова, М. Б. Потапов // Зоологический журнал. – 2010. – Т. 89, № 5. – С. 559–573.
23. Бабенко, А. Б. Ногохвостки (Hexapoda, Collembola) тундровых ландшафтов Кольского полуострова / А. Б. Бабенко // Зоологический журнал. – 2012. – Т. 91, № 4. – С. 411–427.
24. Стебаева, С. К. Жизненные формы ногохвосток (Collembola) / С. К. Стебаева // Зоологический журнал. – 1970. – Т. 49, вып. 10. – С. 1437–1454.
25. Christian, E. On disregarded biotopes and inadequate sampling: How rare are rare species? / E. Christian // Soil Zoological Problems in Central Europe / ed. by V. Pižl, K. Tajovský. – České Budějovice, 1998. – P. 19–22.
26. Smolis, A. A new species of the genus *Stachorutes* Dallai, 1973 from Russia (Collembola, Neanuridae) / A. Smolis, J. B. Shvejkova // Animal Biodiversity and Conservation / Museu de Ciències Naturals ; Institut de Cultura ; Ajuntament de Barcelona. – 2006. – Vol. 29, № 1. – P. 43–47.
27. Shvejkova, Yu. B. A new species of the Spingtail genus *Najtiaphorura* (Collembola, Onychiuridae, Tullbergiinae) from the Middle Volga River Basin / Yu. B. Shvejkova, M. B. Potapov // Entomological Review. – 2004. – Vol. 84, № 7. – P. 835–839.
28. Shvejkova, Yu. B. Three new species of Oligaphorurini (Collembola: Onychiuridae) without anal spines from European Part of Russia / Yu. B. Shvejkova, M. B. Potapov // Russian Entomol. J. – 2011. – Vol. 20, № 4. – P. 351–360.



29. Fjellberg, A. Revision of European and North African *Folsomides* Stach with special emphasis on the Canarian fauna (Collembola: Isotomidae) / A. Fjellberg // Ent. Scand. – 1993. – Vol. 23. – P. 453–473.
30. Thibaud, J. M. Essai de synthese sur les peuplements de Collembolites interstitiels aeriens des sables littoraux et continentaux europeens et mediterraneens / J. M. Thibaud, E. Christian // Bull. Entom. Pologne. – 1995. – Vol. 64. – P. 207–216.
31. Стебаева, С. К. Структура и динамика сообщества коллембол / С. К. Стебаева // Микроартроподы, почвы, растительность в условиях пульсирующего увлажнения. – Новосибирск : Наука, 1991. – С. 104–153.
32. Poinsot-Balaguer, N. Contribution à l'étude de quelques espèces du groupe *Isotomurus palustris* (Müller) (Collembola, Isotomidae) / N. Poinsot-Balaguer // Ann. Soc. Ent. – Fr. 1976. – S. 12. – P. 639–652.

## References

1. Aleynikova, M. M. *Landshaftno-ekologicheskiy obzor fauny pochvennykh nogokhvostok (Collembola) Srednego Povolzhya* [Landscape and ecological survey of fauna of soil-tailed springtails (Collembola) in the Middle Volga region] / M. M. Aleynikova, E. F. Martynova // Pedobiologia. – 1966. – Bd. 6. – P. 35–64.
2. Zaynulgabidinov, E. R. *Izmenenie kompleksa kollembol pod vliyaniem tekhnogenogo zasoleniya i rekultivatsii pochv : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Change in the collembolan complex under the influence of technogenic salinization and recultivation of soils: abstract of thesis of the Candidate of Biological Sciences] / Zaynulgabidinov E. R. – Kazan, 1992. – 18 p.
3. Kuznetsova, N. A. *Otsenka antropogennoy transformatsii pochvennogo naseleniya mikroartropod v tselyakh indikatsii sostoyaniya lesov g. Tolyatti* [Evaluation of anthropogenic transformation of the soil population of microarthropods for revealing the state of forests in Tolyatti] / N. A. Kuznetsova, S. N. Iordanskiy, M. B. Potapov // Bioindication: theory, methods, applications / pod red. G. S. Rozenberg. – Tolyatti: Inter-Volga, 1994. – P. 147–175.
4. Tyapkina, A. P. *Kompleks mikroartropod temno-serykh lesnykh pochv yuga Nechernozem'ya v sisteme sevooborota : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Complex of microarthropods of dark gray forest soils in the south of the Nonblack Soil Zone in the system of crop rotation: abstract of thesis of the Candidate of Biological Sciences] / Tyapkina A. P. – M.: MPGU, 1998. – 17 p.
5. Dobrolyubova, T. V. *Soobshchestva kollembol (Hexapoda, Collembola) ekotonnogo ryada «step – les» v zapovednike «Privolzhskaya lesostep»* [Communities of collembolans (Hexapoda, Collembola) in the ecotone series “steppe forest” in the reserve Privolzhskaya Forest-Steppe] / T. V. Dobrolyubova, Yu. B. Shveenkov // Zoological Journal. – 2004. – Vol. 83, No. 1. – P. 40–48.
6. Shveenkov, Yu. B. *Fauna i naselenie kollembol (Hexapoda: Collembola) v zonalnykh biotopakh lesostepi Srednego Povolzhya* [Fauna and population of collembolans (Hexapoda: Collembola) in zonal biotopes of the forest-steppe in the Middle Volga region] / Yu. B. Shveenkov // Zoological Journal. – 2010. – Vol. 89, No. 2. – P. 1–17.
7. Dobrolyubova, T. V. *Istoriya zapovednika «Privolzhskaya lesostep»* [History of the reserve Privolzhskaya Forest-Steppe] / T. V. Dobrolyubova // Biological diversity and dynamics of natural processes in the reserve Privolzhskaya Forest-Steppe: bulletin of the state reserve Privolzhskaya Forest-Steppe. – Penza, 1999. – I. 1. – P. 7–11.
8. Kudryavtsev, A. Yu. *Les* / A. Yu. Kudryavtsev // Biological diversity and dynamics of natural processes in the reserve Privolzhskaya Forest-Steppe: bulletin of the state reserve Privolzhskaya Forest-Steppe. – Penza, 1999. – I. 1. – P. 117–124.
9. Dyukova, G. R. *Perspektivy vosstanovleniya pochvennogo i rastitel'nogo pokrovov «Ostrovtsovskoy lesostepi»* [Prospects for restoring soil and vegetation cover in the Ostrovtsovskaya forest steppe] / G. R. Dyukova, L. A. Novikova // Geobotanical, anatomic, morphological and physiological features of plants and plant communities in the Penza region: Proceedings. – Penza: V. G. Belinsky Penza State Pedagogical Institute, 1992. – P. 10–14.
10. Sileva, T. M. *Kharakteristika pochv Ostrovtsovskogo i Kuncherovskogo uchastkov zapovednika «Privolzhskaya lesostep»* [Features of soils at the Ostrovtsovsky and Kuncherovsky sites in the reserve Privolzhskaya Forest-Steppe] / T. M. Sileva, O. V. Chernova // Biological diversity and dynamics of natural processes in the reserve Privolzhskaya Forest-Steppe: bulletin of the state reserve Privolzhskaya Forest-Steppe. – Penza, 1999. – I. 1. – P. 25–33.
11. Belobrov, V. P. *Karta pochv uchastka «Kuncherovskaya lesostep» zapovednika «Privolzhskaya lesostep»* [Soil map of the site Kuncherovskaya forest-steppe in the reserve Privolzhskaya Forest-Steppe] / V. P. Belobrov, A. Ya. Voronin, P. E. Barantsev, A. Yu. Kuznetsov // Biological diversity and dynamics of natural processes in the reserve Privolzhskaya Forest-Steppe: bulletin of the state reserve Privolzhskaya Forest-Steppe. – Penza, 2016. – I. 6. – P. 19–24.
12. Babenko, A. B. *Opredelitel' kollembol fauny Rossii i sopredelnykh stran. Semeystvo Hypogastruridae* [Indicator of the collembolans of fauna in Russia and neighboring countries. Hypogastruridae family] / A. B. Babenko, M. B. Potapov, S. K. Stebaeva, N. M. Chernova. – M.: Nauka, 1994. – 336 p.
13. Bretfeld, G. Synopses on Palaearctic Collembola. Volume 2. Symphyleona / G. Bretfeld // Abhandlungen und Berichten des Naturkundemuseums Görlitz. – 1999. – Bd. 71, No. 1. – P. 1–318.
14. Fjellberg, A. The Collembola of Fennoscandia and Denmark. Part I: Poduromorpha / A. Fjellberg // Fauna Entomologica Scandinavica. – Brill. Leiden; Boston; Köln, 1998. – Vol. 35. – 184 p.
15. Perel, T. S. *Pochvennoe naselenie el'nikov yuzhnoy taygi i ego izmenenie v syyazi s rubkoy lesa i pri smene porod* [Soil population of spruce forests of the southern taiga and its change due to forest felling and change of species] / T. S. Perel // Pedobiologia. – 1965. – Vol. 5. – P. 102–121.

16. Potapov, M. Synopses on Palaearctic Collembola. Volume 3. Isotomidae / M. Potapov // Abhandlungen und Berichten des Naturkundemuseums Görlitz. – 2001. – Bd. 73, No. 2. – P. 1–603.
17. Pomorski, R. J. Onychiurinae of Poland (Collembola: Onychiuridae) / R. J. Pomorski // Genus (International Journal of Invertebrate Taxonomy (Supplement)). – Poland, Wrocław, 1998. – P. 1–201.
18. Dunger, W. Synopses on Palaearctic Collembola. Tullbergiidae / W. Dunger, B. Schlitt // Soil organisms / Senckenberg; Museum of Natural History Görlitz. – Germany, 2011. – Vol. 83 (1). – P. 1–168.
19. Gorodkov, K. B. *Tipy arealov nasekomykh tundry i lesnykh zon Evropeyskoy chasti SSSR* [Types of natural habitats of tundra insects and forest zones in the European part of the USSR] / K. B. Gorodkov // Natural habitats of insects in the European part of the USSR. Atlas. Maps. – L.: Nauka, 1984. – P. 3–20.
20. Bellinger, P. Checklist of Collembola: databases. World-wide biogeographic distribution / P. Bellinger, K. Christiansen, F. Janssens. – 2008. – URL: <http://www.geocities.com/CapeCanaveral/Lab/1300/doc/database.htm>
21. Kaprus, I. Ya. *Katalog kollembol (Collembola) i protur (Protura) Ukraini* [Catalog of Collembola and Protura in Ukraine] / I. Ya. Kaprus, Yu. Yu. Shrubovich, M. V. Tarashchuk. – Lviv, 2006. – 164 p.
22. Chernov, A. V. *Naselenie kollembol Vostochnoevropeyskikh shirokolistvennykh lesov* [Collembolan population of Eastern European broad-leaved forests] / A. V. Chernov, N. A. Kuznetsova, M. B. Potapov // Zoological Journal. – 2010. – Vol. 89, No. 5. – P. 559–573.
23. Babenko, A. B. *Nogokhvostki (Hexapoda, Collembola) tundrovyykh landshaftov Kolskogo poluostrova* [Springtails (Hexapoda, Collembola) in tundra landscapes of the Kola Peninsula] / A. B. Babenko // Zoological Journal. – 2012. – Vol. 91, No. 4. – P. 411–427.
24. Stebaeva, S. K. *Zhiznennye formy nogokhvostok (Collembola)* [Life forms of springtails (Collembola)] / S. K. Stebaeva // Zoological Journal. – 1970. – Vol. 49, i. 10. – P. 1437–1454.
25. Christian, E. On disregarded biotopes and inadequate sampling: How rare are rare species? / E. Christian // Soil Zoological Problems in Central Europe / ed. by V. Pižl, K. Tajovský. – České Budějovice, 1998. – P. 19–22.
26. Smolis, A. A new species of the genus *Stachorutes* Dallai, 1973 from Russia (Collembola, Neanuridae) / A. Smolis, J. B. Shvejkova // Animal Biodiversity and Conservation / Museu de Ciències Naturals ; Institut de Cultura ; Ajuntament de Barcelona. – 2006. – Vol. 29, No. 1. – P. 43–47.
27. Shvejkova, Yu. B. A new species of the Springtail genus *Najtiaphorura* (Collembola, Onychiuridae, Tullbergiinae) from the Middle Volga River Basin / Yu. B. Shvejkova, M. B. Potapov // Entomological Review. – 2004. – Vol. 84, No. 7. – P. 835–839.
28. Shvejkova, Yu. B. Three new species of Oligaphorurini (Collembola: Onychiuridae) without anal spines from European Part of Russia / Yu. B. Shvejkova, M. B. Potapov // Russian Entomol. J. – 2011. – Vol. 20, No. 4. – P. 351–360.
29. Fjellberg, A. Revision of European and North African Folsomides Stach with special emphasis on the Canarian fauna (Collembola: Isotomidae) / A. Fjellberg // Ent. Scand. – 1993. – Vol. 23. – P. 453–473.
30. Thibaud, J. M. Essai de synthèse sur les peuplements de Collembolles interstitiels aériens des sables littoraux et continentaux européens et méditerranéens / J. M. Thibaud, E. Christian // Bull. Entom. Pologne. – 1995. – Vol. 64. – P. 207–216.
31. Stebaeva, S. K. *Struktura i dinamika soobshchestva kollembol* [Structure and dynamics of the collembolan community] / S. K. Stebaeva // Microarthropods, soils, vegetation in conditions of pulsating moistening. – Novosibirsk: Nauka, 1991. – S. 104–153.
32. Roinsot-Balaguer, N. Contribution à l'étude de quelques espèces du groupe *Isotomurus palustris* (Müller) (Collembola, Isotomidae) / N. Roinsot-Balaguer // Ann. Soc. Ent. – Fr. 1976. – S. 12. – P. 639–652.

### Швеенкова, Ю. Б.

Локальное разнообразие коллембол (HEXAPODA, COLLEMBOLA) в старовозрастных ландшафтах лесостепи Среднего Поволжья / Ю. Б. Швеенкова // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2018. – Vol. 3 (2). DOI 10.21685/2500-0578-2018-2-4.