

УДК 574.4:631.46

## СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ВБЛИЗИ ВЫХОДА СЕРОВОДОРОДНЫХ ИСТОЧНИКОВ ИСКА-ШОР В ЗАКАЗНИКЕ “АДАК” (РЕСПУБЛИКА КОМИ)

© 2021 г. А. А. Таскаева<sup>а,\*</sup>, Т. Н. Конакова<sup>а</sup>, А. А. Колесникова<sup>а</sup>, А. А. Кудрин<sup>а</sup>, Г. Л. Накул<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Россия 167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

\*e-mail: taskaeva@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 03.03.2020 г.

После доработки 21.05.2020 г.

Принята к публикации 04.06.2020 г.

Приведены результаты исследований сообществ почвенных беспозвоночных (нематод, коллембол и представителей мезофауны) в прибрежных экосистемах, расположенных вблизи сероводородных источников в долине руч. Иска-Шор комплексного заказника “Адак” и вдоль речных долин на северном пределе таежной зоны Республики Коми. Таксономическое богатство рассмотренных групп беспозвоночных не изменяется на исследованных участках. Отмечено сокращение общей численности, отдельных трофических групп коллембол и крупных почвенных беспозвоночных в растительных сообществах вблизи выхода сульфидных вод, но их структура между рассмотренными участками остается схожей. Структура комплексов нематод, напротив, различалась в экосистемах речных долин и вблизи сероводородных источников, для которых выявлено увеличение численности микотрофов.

*Ключевые слова:* нематоды, коллемболы, крупные почвенные беспозвоночные, прибрежные местообитания, заказник “Адак”, Республика Коми

**DOI:** 10.31857/S0367059721010133

Экосистемы сероводородных источников являются уникальными природными объектами для изучения адаптаций организмов к экстремальным природным факторам. Они широко распространены по всему миру, однако большинство из них в связи с бальнеологическими свойствами и легкодоступностью очень быстро осваиваются человеком и теряют свой естественный облик. Вследствие этого экосистемы, расположенные в труднодоступных районах Крайнего Севера, представляют большой интерес, так как являются уникальной территорией, где сохранился весь комплекс организмов, приуроченных к данным источникам. На севере Европы источники, как правило, приурочены к зонам разломов и трещиноватости разновозрастных, преимущественно карбонатных пород, рН которых составляет более 7.5 [1, 2]. В таких условиях ранее были исследованы лишь водорослево-бактериальные маты, основу которых образуют алкалофильные цианобактерии, бесцветные и пигментированные бактерии, адаптированные к специфическому составу минеральных вод, диатомовые водоросли [1, 3], а также гидробионты, среди которых преобладают хирономиды [4]. Наземные экосистемы вблизи выходов сероводородных источни-

ков не исследовались, в то время как там наблюдается защелачивание почв, а в местах близкого залегания известняков и доломитов развиваются карбонатные почвы, которые могут быть отнесены к редким, так как имеют небольшой по площади ареал и обладают нетипичными свойствами [1]. Кроме того, прибрежные местообитания, представляющие собой переходную зону между водными и наземными экосистемами, играют важную роль в поддержании высокого уровня экологической неоднородности и биологического разнообразия [5, 6]. В то же время такие местообитания могут рассматриваться как экстремальные из-за периодических наводнений и засух, к которым могут адаптироваться лишь определенные организмы.

Почвенные беспозвоночные – важный компонент биологического разнообразия: им принадлежит существенная роль в экосистемных функциях почвы, поскольку они вовлечены в такие процессы, как разложение органического вещества, формирование гумуса, участие в круговороте веществ [7]. Наиболее многочисленной и разнообразной группой в составе почвенных зооценозов, особенно в субарктических экосистемах, оказываются нематоды [8]. Благодаря морфоло-

гической пластичности, физиологической адаптации и экологическому разнообразию, эти круглые черви абсолютно преобладают среди многоклеточных организмов и устойчивы к различным условиям окружающей среды [9]. Не менее важными компонентами почвенной биоты являются микроартроподы, среди которых доминируют две таксономические группы: коллемболы и панцирные клещи. Если коллемболы обладают чертами, характерными для *R*-стратегов: быстрым размножением, высокой плодовитостью, то орибатиды, напротив, являются *K*-стратегами с низким уровнем метаболизма, медленным развитием и низкой плодовитостью [10]. Однако обе группы чувствительны к изменениям в окружающей среде: влажности, кислотности, температуре и ряду других факторов [11, 12].

Подобно микроартроподам, наиболее чувствительными к изменениям влажности среди представителей мезофауны являются дождевые черви, наиболее разнообразные в областях умеренных широт [13], и многоножки [5], в то время как для активно передвигающихся жуков и пауков важную роль играют видовой состав, пространственное распределение растительности, характер и мощность подстилки [14]. Следовательно, таксономические группы почвенных беспозвоночных, обладая различным уровнем разнообразия, численности, трофической структуры и мобильности, будут по-разному реагировать на изменения окружающей среды [15].

В настоящем исследовании мы попытались ответить на вопрос, изменяются ли сообщества нематод, коллембол и крупных почвенных беспозвоночных вблизи выхода сероводородных вод. Для этого были исследованы разнотравные сообщества, располагающиеся непосредственно вдоль берегов сероводородных источников, а также в речных долинах на севере таежной зоны. Нами была выдвинута гипотеза о том, что в почвах вблизи выхода сульфидных вод формируются комплексы почвенных беспозвоночных, отличающиеся низким уровнем таксономического богатства, численности, а также изменением соотношения трофических групп.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Характеристика района исследований.** Комплексный заказник “Адак”, созданный в 1984 г. для сохранения долинного ландшафта р. Уса, находится в таежной зоне Республики Коми. На его территории имеется группа сероводородных источников, расположенных в долине руч. Иска-Шор (66°28' с.ш., 59°34' в.д.), который берет начало из болота в 6 км выше источников. Воды сероводородных источников формируются при проникновении высокоминерализованных пластовых вод по разломам и трещинам в зону активного водооб-

мена. До сероводородных родников воды ручья прозрачные, а ниже по течению и до устья (около 3.5 км) молочно-белого цвета. Минерализация вод ручья изменяется в пределах 0.9–1.4 г/л.

Всего выделено пять зон разгрузки сероводородных источников. Первая (I) и вторая (II) зоны расположены в нижней заболоченной части долины по обеим сторонам ручья. Третья группа сероводородных источников (III) находится примерно в 2 км от р. Уса в ущелье, где наблюдаются восходящие газирующие струи в источнике и мочажина, которая описана В.В. Раммо (цит. по [2]) как “незамерзающее болотце, ярко выделяющееся на темном фоне скалы и зелени своей окраской”. В 100 м выше по течению руч. Иска-Шор отмечен четвертый выход сульфидных вод (IV), представленный многочисленными фонтанирующими струями. На расстоянии 3.2 км от устья ручья находится основная пятая группа сероводородных вод (V). Если в IV и V зонах разгрузки дебит вод составляет около 20 л/с, то уже в I–III зонах – менее 2 л/с. В местах выхода сульфидных вод на поверхность все (почвы, породы, мох) покрыто гелеобразной пленкой, образованной скоплениями бактерий, водорослей, грибов и налетами серы. Температура вод источников составляет 5.0–9.8°C, рН 7.4–7.8. Воздух в зонах разгрузки имеет сильный запах сероводорода, содержание которого в воде может варьировать от 39 до 92 мг/л [1, 2].

**Участки исследования.** В июле 2018 г. в заказнике “Адак” был осуществлен отбор почвенных проб из разнотравных сообществ, расположенных в прибрежной зоне на расстоянии 1–2 м от сероводородных источников (I, III, IV и V зоны разгрузки). В качестве контроля выбран пойменный ивняк крупнотравно-осоковый в 50 м выше по течению последней зоны разгрузки. Кроме того, в работе использованы данные, полученные ранее для пойменных лугов и ивняков крупнотравных, расположенных в долинах рек Печора и Большая Роговая в пределах северной тайги. Всего было выделено восемь площадок, четыре из которых расположены вблизи сероводородных источников и четыре – вдоль речных долин, рассмотренные в качестве контрольных. Более подробное описание исследованных площадок приведено в табл. 1.

**Полевые методы.** На каждой площадке для изучения нематод было отобрано по 5 проб размером 5 × 5 × 10 см (всего 40), для учета коллембол – по 8 проб размером 10 × 10 × 10 см (всего 64). Для учета крупных почвенных беспозвоночных на площадках в долинах рек Печора и Большая Роговая было отобрано по 8 проб размером 25 × 25 × 10 см (всего 24), что соответствует стандартной методике учета мезофауны [16]. На площадках заказника “Адак” для соблюдения условий отбора проб на определенном расстоянии от сероводородных источни-

Таблица 1. Краткая характеристика исследуемых участков

№ уч.	Координаты	Локалитет	Растительное сообщество	Растительность
“Сероводородные” участки				
1	66°28' с.ш. 59°35' в.д.	Адак (руч. Иска-Шор, I– II зоны)	Разнотрав- ные сообще- ства	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.), <i>Equisetum palustre</i> E., <i>E. fluviatile</i> L., <i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill, <i>Archangelica officinalis</i> (Moench)
2	66°28' с.ш. 59°34' в.д.	Адак (руч. Иска-Шор, III зона)		<i>Filipendula ulmaria</i> (L.), <i>Equisetum palustre</i> E., <i>E. fluviatile</i> L., <i>Angelica archangelica</i> L., <i>Carex cespitosa</i> L., <i>Caltha palustris</i> L. и др.
3	66°28' с.ш. 59°34' в.д.	Адак (руч. Иска-Шор, IV зона)		<i>Filipendula ulmaria</i> (L.), <i>Geum rivale</i> L., <i>Carex cespitosa</i> L., <i>Angelica archangelica</i> L., <i>Galium boreale</i> L. и др.
4	66°27' с.ш. 59°33' в.д.	Адак (руч. Иска-Шор, V зона)		<i>Filipendula ulmaria</i> (L.), <i>Carex cespitosa</i> L., <i>C. vaginata</i> Tausch., <i>Angelica archangelica</i> L., <i>Veratrum lobelianum</i> Bernh. и др.
“Контрольные” участки				
5	66°27' с.ш. 59°33' в.д.	Адак (руч. Иска-Шор)	Ивняк круп- нотравно- осоковый	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.), <i>Veronica longifolia</i> L., <i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill, <i>Galium boreale</i> L., <i>Deschampsia cespitosa</i> (L.), <i>Equisetum fluviatile</i> L. и другие травя- нистые растения и осоки
6	66°54' с.ш. 52°19' в.д.	Ермица (р. Печора)	Ивняк зла- ково-разно- травный	<i>Phalaroides arundinacea</i> L., <i>Deschampsia cespitosa</i> (L.), <i>Equisetum arvense</i> L., <i>Angelica archangelica</i> L., <i>Galium boreale</i> L. и другие травянистые растения и осоки
7	67°01' с.ш. 61°38' в.д.	р. Большая Роговая	Ивняк зла- ково-разно- травный	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.), <i>Equisetum palustre</i> E., <i>E. fluviatile</i> L. и другие травянистые растения и осоки
8	64°52' с.ш. 57°36' в.д.	Кедровый Шор (р. Печора)	Разнотравно- осоковое сообщество	<i>Carex cespitosa</i> L., <i>Galium palustre</i> L., <i>Filipendula ulmaria</i> (L.), <i>Deschampsia cespitosa</i> (L.), <i>Geranium sylvaticum</i> L. и другие травянистые растения и осоки

ков изъятие проб указанного размера оказалось невозможным, поэтому в них взято по 8 проб размером  $10 \times 10 \times 10$  см (всего 40). Для приведения в соответствие данных по численности мезофауны при учете меньшего количества проб использован коэффициент 6.25, найденный путем соотношения размера большей пробы ( $0.0625 \text{ м}^2$ ) к размеру меньшей пробы ( $0.01 \text{ м}^2$ ). Необходимо отметить, что при проведении исследований в 2018 г. в регионе установилась сухая, жаркая погода — осадков не выпадало более 20 дней.

**Физико-химические свойства почвы.** Для анализа почвенных параметров на каждой площадке было отобрано по 8 проб из органогенного горизонта. Влажность почвы определяли гравиметрически высушиванием образцов при  $105^\circ$  в течение 12 ч, величину pH — потенциометрически в соляной вытяжке ( $0.01 \text{ М CaCl}_2$ ), массовую долю общего азота ( $N_{\text{общ}}$ ) и общего углерода ( $C_{\text{общ}}$ ) — на CHNS-элементном анализаторе EA 1110 (Carlo Erba) методом газовой хроматографии. Содержание серы в почвах не определяли, так как большая группа ее минеральных соединений — это  $\text{H}_2\text{S}$  и ее

соли. При pH 5.0–6.0 сероводородная кислота слабая и определить ее не представляется возможным. Аналитическую обработку образцов почв выполняли в Экоаналитической лаборатории Института биологии Коми НЦ УрО РАН.

**Почвенно-зоологические параметры.** Для оценки численности и структуры нематод их экстракцию осуществляли при помощи модифицированного метода Бермана с экспозицией 48 ч из навески почвы массой 50 г. Фиксацию материала проводили 4%-ным формалином. Для выявления их таксономического состава было идентифицировано не менее 100 экз. из каждой пробы. Основываясь на классификации Итса с соавт. [17], нематоды были разделены на пять трофических групп: бактериотрофы, микотрофы, политрофы, хищники и фитотрофы. При этом каждому таксону было присвоено значение на основе *s-p* шкалы Бонгерса [18]: от 1 (*R*-стратегии или колонизаторы, обладают короткими жизненными циклами, значительными флуктуациями численности, высокой плодовитостью и устойчивостью к нарушениям среды) до 5 (*K*-стратегии или персисторы,

обладают низкой плодовитостью и высокой чувствительностью к нарушениям среды). На основе соотношения таксонов нематод с различным рангом по *c-p* шкале был рассчитан индекс зрелости (ΣMI), применяемый как индикатор нарушения почвенной экосистемы [18]. Для оценки численности коллембол экстракцию осуществляли с использованием эклекторов Берлезе – Тульгрена в 96%-ном спирте в течение 7–10 дней – времени, достаточного для достижения воздушно-сухого состояния почвы. Жизненные формы коллембол выделены по системе С.К. Стебаевой [19], а их трофические гильдии – согласно работе А.А. Потапова с соавт. [20]. Для оценки численности и структуры сообществ почвенной мезофауны пробы были подвержены ручной разборке с последующей экстракцией в лаборатории. Трофические группы крупных беспозвоночных разделены на три группы согласно методическому руководству [21]. Всего из почвенных проб извлечено около 3 тыс. экз. нематод, 25 тыс. – микроартропод и 740 – крупных почвенных беспозвоночных.

**Статистическая обработка данных.** Почвенные образцы, отобранные в пределах одного участка, рассматривали как мнимые повторности и поэтому объединяли для образования одной истинной повторности [22]. Количественные показатели физико-химических свойств почвы и параметров почвенных беспозвоночных представлены в виде средних значений ± стандартная ошибка средней. Для оценки значимости различий между выборками использовали непараметрический критерий Манна-Уитни при  $p < 0.05$ . Ординация сообществ почвенной фауны исследуемых участков была получена методом неметрического многомерного шкалирования (NMDS) с использованием индекса Брея-Кертиса на основе относительного обилия их отдельных таксонов. Статистическую обработку результатов проводили с помощью программ PAST 3.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Физико-химические свойства почвы.** Большинство оцениваемых параметров почвы достоверно не различалось между исследованными участками. Однако содержание общего азота оказалось значимо в два раза выше в прибрежных экосистемах речных долин (табл. 2).

**Комплексы почвенных беспозвоночных.** Видовое богатство ни одной из рассмотренных групп почвенных беспозвоночных не изменялось между рассмотренными участками. Всего вблизи выхода сероводородных вод зарегистрировано 49 родов нематод, 41 вид ногохвосток и 16 семейств крупных беспозвоночных. В растительных сообществах вблизи речных долин нематоды представлены 51 родом, коллемболы – 46 видами, а мезофауна – 14 семействами.

Средняя численность панцирных клещей и нематод также достоверно не отличалась между рассмотренными участками. Однако микотрофные и политрофные черви показали разные тенденции: если представители первой группы увеличивали свое обилие в разнотравных сообществах вблизи выхода сульфидных вод, то вторые, наоборот, ее снижали. Индекс зрелости, рассчитанный на основе данных о сообществе почвенных нематод, имел более низкие значения вблизи выхода сульфидных вод (см. табл. 2). В отличие от круглых червей в почвах вблизи сероводородных источников отмечено значимое уменьшение численности коллембол, в том числе поверхностно обитающих и полупочвенных представителей, а также трофических групп, за исключением почвенных потребителей микроорганизмов. Аналогичная тенденция снижения средней численности обнаружена у почвенной мезофауны, среди которой зоофаги оказались наиболее чувствительными (см. табл. 2).

Ординация, проведенная методом многомерного шкалирования, продемонстрировала весьма четкое разделение структуры комплексов нематод рассмотренных участков. Различия связаны с изменением кислотности и влажности почвы, содержанием азота (рис. 1а). Для сообществ коллембол и крупных почвенных беспозвоночных, напротив, отмечена схожая структура во всех рассмотренных прибрежных экосистемах (рис. 1б, в).

## ОБСУЖДЕНИЕ

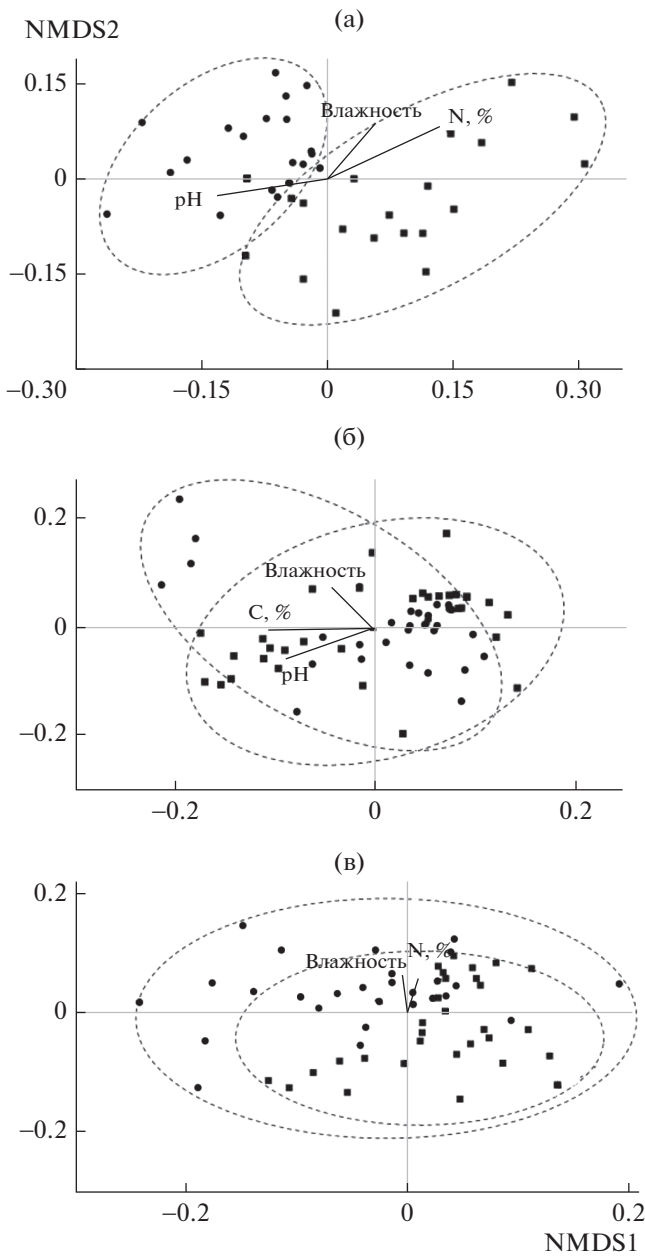
Полученные результаты свидетельствуют о том, что трофическая структура, а также численность рассмотренных групп почвенных беспозвоночных изменяются вблизи выхода сероводородных вод, в то время как таксономическое богатство, напротив, остается на том же уровне. Отсутствие значимых различий последнего показателя у всех представителей указывает на то, что исследуемые нами растительные сообщества населяют виды, относительно толерантные и экологически гибкие к прибрежным условиям. В таких биотопах виды с разными экологическими стратегиями переживают неблагоприятные гидрологические условия благодаря высокой пространственной гетерогенности пойм, обеспечивающей долговременную стабильность сообществ в целом [23]. Кроме того, физико-химические свойства почвы рассмотренных участков не показали значимых различий, за исключением содержания общего азота, значения которого оказались выше для экосистем речных долин (см. табл. 2). Согласно литературным данным [24], его высокие показатели не оказывают отрицательного эффекта на таксономическое богатство почвенной биоты.

Как и следовало ожидать, в травянистых сообществах вблизи выхода сероводородных вод от-

**Таблица 2.** Физико-химические свойства почвы и параметры населения почвенных беспозвоночных (среднее  $\pm$  SE) в растительных сообществах вблизи сероводородных источников и пойм рек в Республике Коми

Показатель	“Сероводород” ( $n = 4$ )	“Контроль” ( $n = 4$ )
<b>Физико-химические свойства почвы</b>		
Влажность, %	49.5 $\pm$ 3.0	54.6 $\pm$ 4.5
pH	5.6 $\pm$ 0.2	5.7 $\pm$ 0.2
N, %	0.7 $\pm$ 0.1 <sup>a</sup>	1.4 $\pm$ 0.2 <sup>b</sup>
C, %	13.7 $\pm$ 2.2	17.6 $\pm$ 2.3
<b>Таксономическое богатство почвенных беспозвоночных</b>		
Нематоды (число родов)	27.5 $\pm$ 3.0	27.5 $\pm$ 2.9
Коллемболы (число видов)	21.5 $\pm$ 1.0	21.3 $\pm$ 3.8
Мезофауна (число семейств)	10.5 $\pm$ 0.9	8.3 $\pm$ 1.1
<b>Численность почвенных беспозвоночных</b>		
Нематоды, экз/100 мг	1860 $\pm$ 684	1429 $\pm$ 127
Панцирные клещи, экз/м <sup>2</sup>	18600 $\pm$ 3884	38333 $\pm$ 13684
Коллемболы, экз/м <sup>2</sup>	8094 $\pm$ 1284 <sup>a</sup>	15828 $\pm$ 2524 <sup>b</sup>
Мезофауна, экз/м <sup>2</sup>	112 $\pm$ 23 <sup>a</sup>	174 $\pm$ 26 <sup>b</sup>
<b>Численность нематод (экз/100 мг) разных трофических групп</b>		
Бактериотрофы	628 $\pm$ 228	366 $\pm$ 50
Микотрофы	537 $\pm$ 206 <sup>a</sup>	213 $\pm$ 58 <sup>b</sup>
Политрофы	105 $\pm$ 28 <sup>a</sup>	328 $\pm$ 58 <sup>b</sup>
Хищники	71 $\pm$ 21	185 $\pm$ 63
Паразиты растений	523 $\pm$ 418	341 $\pm$ 128
Индекс зрелости ( $\Sigma$ MI)	2.5 $\pm$ 0.1 <sup>a</sup>	3.2 $\pm$ 0.1 <sup>b</sup>
<b>Численность коллембол (экз/м<sup>2</sup>) разных жизненных форм</b>		
Поверхностные	1013 $\pm$ 210 <sup>a</sup>	5225 $\pm$ 867 <sup>b</sup>
Гемизадафические	4913 $\pm$ 923 <sup>a</sup>	15466 $\pm$ 2969 <sup>b</sup>
Эузадафические	2168 $\pm$ 447	1478 $\pm$ 373
<b>Численность коллембол (экз/м<sup>2</sup>) разных трофических гильдий</b>		
ППРМ	487 $\pm$ 117 <sup>a</sup>	3900 $\pm$ 935 <sup>b</sup>
ППЖМ	548 $\pm$ 125 <sup>a</sup>	2313 $\pm$ 413 <sup>b</sup>
ГПМ	5452 $\pm$ 1062 <sup>a</sup>	14809 $\pm$ 2807 <sup>b</sup>
ЭПМ	1116 $\pm$ 238 <sup>a</sup>	431 $\pm$ 187 <sup>b</sup>
<b>Численность мезофауны (экз/м<sup>2</sup>) разных трофических групп</b>		
Сапрофаги	77 $\pm$ 18	120 $\pm$ 26
Зоофаги	30 $\pm$ 8 <sup>a</sup>	52 $\pm$ 9 <sup>b</sup>
Фитофаги	4 $\pm$ 2	11 $\pm$ 5

Примечание: ППРМ – поверхностные потребители растений и микроорганизмов, ППЖМ – поверхностные потребители животных и микроорганизмов, ГПМ – полупочвенные потребители микроорганизмов, ЭПМ – почвенные потребители микроорганизмов. Разные буквы указывают на достоверные различия между исследованными участками на основе теста Манн-Уитни при  $p < 0.05$ .



**Рис. 1.** NMDS ординация сообществ почвенных нематод (а), коллембол (б) и мезофауны (в) на исследованных участках. Пробы из одних и тех же фитоценозов обведены линией. Символы для участков: окружность – участок 1 (“сероводородные”), квадрат – участок 2 (контроль).

мечено сокращение численности микроартропод (см. табл. 2). С одной стороны, это может быть обусловлено влиянием растительности, а с другой – изменением соотношения грибов и бактерий. Известно, что панцирные клещи и ногохвостки имеют сильные пищевые предпочтения к определенным видам растений [11, 25]. На примере коллембол установлено, что ее снижение происходит в основном за счет поверхностно обитающих и полупоч-

венных видов, что подтверждается уменьшением численности соответствующих трофических групп, потребляющих остатки растительного и животного происхождения, а также микроорганизмы (см. табл. 2). Предположительно это указывает на то, что обилие поверхностных форм коллембол во многом зависит от наличия подходящих микроместобитаний (лесной подстилки). В то же время численность почвенных форм и соответствующей трофической группы ногохвосток, напротив, увеличивается, что связано не только с их обитанием в более глубоких горизонтах почвы [12], но и относительной независимостью в качестве заселяемого субстрата [26]. Считается, что представители данной группы питаются микоризными грибами [27], регулируют микробное сообщество в ризосфере и участвуют в разложении органического вещества в почве [20]. Несмотря на изменение общей численности, численности отдельных трофических групп и жизненных форм коллембол, их структура между рассмотренными участками не отличается (рис. 1б), что, по-видимому, обусловлено схожими физико-химическими свойствами почвы.

Аналогичная тенденция достоверного снижения общей численности в травянистых сообществах вблизи выхода сероводородных источников обнаружена у мезофауны (см. табл. 2), для которой “биотопический” фактор, включающий видовой состав, пространственное распределение растительности, характер и мощность подстилки, является определяющим [14]. Кроме того, в этих же экосистемах отмечено достоверное сокращение численности зоофагов. На наш взгляд, это может быть обусловлено незначительным обеспечением их водной субсидией, поступающей с амфибиотическими насекомыми, водными животными и мертвым органическим веществом, которое затем осваивается наземными сапрофагами и микробофагами [28]. Ранее для сероводородных источников ручья Иска-Шор было установлено обеднение водной фауны и ее низкое количественное развитие [4], что, возможно, и повлияло на сокращение численности панцирных клещей, коллембол и ряда других сапрофагов, являющихся потенциальной добычей зоофагов. Однако это явление мало исследовано, хотя и отмечено в литературе [28, 29]. Обращает на себя внимание преобладание сапрофагов на исследованных участках (см. табл. 2), что считается характерной чертой прибрежных экосистем [30], так как у кромки воды остаются органические остатки в виде ила, планктона, растительного детрита. Все это создает условия, благоприятные для развития сапротрофных микроорганизмов, которые составляют основной пищевой ресурс наземных сапрофагов [31]. По-видимому, именно поэтому структура сообществ крупных почвенных беспозвоночных оказалась схожей (рис. 1в).

Структура комплекса почвенных нематод, напротив, различалась между участками, расположенными вблизи выхода сероводородных источников и биотопами речных долин. Такая противоположная от артропод реакция, вероятно, может быть обусловлена различиями в среде обитания. Нематоды, являясь первичноводными животными, населяют капельки почвенной воды, в то время как для микроартропод средой обитания служат поровые пространства, а для крупных беспозвоночных, способных прокладывать ходы, вся почва [32]. Выявить ведущие факторы, отвечающие за различия в трофической и таксономической структуре сообществ почвенных нематод между рассмотренными участками, весьма проблематично. Однако полученные данные свидетельствуют о более высоком уровне стресса нематоценозов на участках вблизи выхода сульфидных вод. Здесь отмечены снижение численности политрофных и хищных нематод — *K*-стратегов, чувствительных к нарушениям среды [17], а также более низкий показатель индекса зрелости ( $\Sigma MI$ ) сообщества, что указывает на значительные нарушения почвенной пищевой сети [18] и предполагает низкий уровень трофических взаимодействий в ней [33, 34]. Благодаря широкому диапазону трофических стратегий, нематоды используются как индикаторы потоков энергии и питательных веществ через бактериальный и грибной канал в почве [33, 35]. Увеличение численности микотрофов в прибрежных экосистемах вблизи выхода сероводородных вод обуславливает более высокое значение грибного компонента для функционирования почвенной пищевой сети по сравнению с долинами крупных рек.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, предложенная к рассмотрению гипотеза о том, что в почвах вблизи выхода сульфидных вод формируются комплексы почвенных беспозвоночных, отличающиеся низким уровнем таксономического богатства, численности, а также изменением соотношения трофических групп, подтвердилась частично. Установлено, что таксономическое богатство нематод, коллембол и крупных почвенных беспозвоночных не изменяется в растительных сообществах вблизи сероводородных источников по сравнению с таковыми речных долин. Однако в прибрежных экосистемах вблизи сероводородных источников отмечено снижение численности микроартропод и мезофауны, обусловленное в основном сокращением поверхностно обитающих и полупочвенных видов, а также соответствующих трофических гильдий коллембол и зоофагов среди крупных почвенных беспозвоночных. При этом структура сообществ коллембол и мезофауны между исследованными участками очень схожа в отличие от

таковой нематод. Для комплексов нематод участка выхода сульфидных вод выявлено снижение численности политрофных и хищных червей, а также более низкие значения индекса зрелости ( $\Sigma MI$ ). Увеличение численности нематод микотрофов и эуэдафических потребителей микроорганизмов среди коллембол в прибрежных экосистемах вблизи выхода сероводородных вод свидетельствует о более высоком значении грибного компонента для функционирования почвенной пищевой сети по сравнению с долинами крупных рек.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы УрО РАН “Биоразнообразие беспозвоночных в экстремальных природно-климатических условиях Субарктики (Урала и Предуралья)” (№ АААА-А18-118011390005) и в рамках государственного задания по теме “Распространение, систематика и пространственная организация фауны и населения наземных и водных животных таежных и тундровых ландшафтов и экосистем Европейского Северо-Востока России” (№ АААА-А17-117112850235-2). Авторы признательны сотрудникам Экоаналитической лаборатории за проведение химического анализа почв и анонимному рецензенту за ценные замечания по содержанию работы.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Вып. 8. Комплексный ландшафтный заказник “Адак” / Под ред. Дёгтевой С.В., Лаптевой Е.М. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2015. 200 с.
2. *Митюшева Т.П.* Сероводородные источники Искра-Шор (Адакские) // Изучение, сохранение и использование объектов геологического наследия северных регионов (Республика Коми): Мат-лы науч.-практич. конф. Сыктывкар: Институт геологии Коми НЦ УрО РАН, 2007. С. 94–96.
3. *Rozanov A.S., Bryanskaya A.V., Ivanisenko T.V.* et al. Biodiversity of the microbial mat of the Garga hot spring // BMC Evolutionary Biology. 2017. V. 17 (Suppl 2). P. 37–49. <https://doi.org/10.1186/s12862-017-1106-9>
4. *Лоскутова О.А., Кононова О.Н., Кондратьева Т.А.* и др. Сообщества беспозвоночных в сероводородных источниках Крайнего Севера (бассейн р. Уса, Россия) // Труды Карельского научного центра РАН. 2020. Вып. 1. С. 71–86. <https://doi.org/10.17076/bg1130>
5. *Plum N.* Terrestrial invertebrates in flooded grassland: A literature review // Wetlands. 2005. V. 25. P. 721–737.
6. *Cantonati M., Stevens L.E., Segadelli S.* et al. Ecohydrogeology: The interdisciplinary convergence needed to improve the study and stewardship of springs and other groundwater-dependent habitats, biota, and ecosystems // Ecological Indicators. 2020. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105803>
7. *Wagg C., Bendera S.F., Widmer F., van der Heijdena M.G.A.* Soil biodiversity and soil community composition de-

- termine ecosystem multifunctionality // PNAS. 2014. V. 111(14). P. 5266–5270.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1320054111>
8. *van den Hoogen J., Geisen S., Routh D.* et al. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale // *Nature*. 2019. V. 572. P. 194–198.  
<https://doi.org/10.1038/s41586-019-1418-6>
  9. *Tahseen Q.* Nematodes in aquatic environments: adaptations and survival strategies // *Biodiversity Journal*. 2012. V. 3(1). P. 13–40.
  10. *Behan-Pelletier V.M.* Acari and Collembola biodiversity in Canadian agricultural soils // *Can. J. Soil Sci.* 2002. V. 83. P. 279–288.
  11. *Nielsen U.N., Osler G.H.R., Campbell C.D.* et al. The influence of vegetation type, soil properties and precipitation on the composition of soil mite and microbial communities at the landscape scale // *J. Biogeogr.* 2010. V. 37. P. 1317–1328.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02281.x>
  12. *Hopkin S.P.* Biology of Springtails, Insecta: Collembola. New York: Oxford University Press, 1997. 341 p.
  13. *Phillips H.R.P., Guerra C.A., Bartz M.L.C.* et al. Global distribution of earthworm diversity // *Science*. 2019. V. 366. P. 480–485.  
<https://doi.org/10.1126/science.aax4851>
  14. *Berg M.P., Bengtsson J.* Temporal and spatial variability in soil food web structure // *Oikos*. 2007. V. 116. P. 1789–1804.
  15. *Lehmütz R., Haase H., Otte V., Russell D.* Bioindication in peatlands by means of multi-taxa indicators (Oribatida, Araneae, Carabidae, Vegetation) // *Ecological Indicators*. 2020.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105837>
  16. Количественные методы в почвенной зоологии / Ю.Б. Бызова, М.С. Гиляров, В. Дунгер и др. М.: Наука, 1987. 288 с.
  17. *Yeates G.W., Bongers T., de Goede R.G.M.* et al. Feeding habits in soil nematode families and genera: An outline for soil ecologists // *J. Nematol.* 1993. V. 25. P. 315–331.
  18. *Bongers T.* The maturity index, an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition // *Oecologia*. 1990. V. 83. P. 14–19.
  19. *Стебаева С.К.* Жизненные формы ногохвосток (Collembola) // *Зоол. журн.* 1970. Т. 49. Вып. 10. С. 1437–1455.
  20. *Potapov A.A., Semenina E.E., Korotkevich A.Y.* et al. Connecting taxonomy and ecology: Trophic niches of collembolans as related to taxonomic identity and life forms // *Soil Biol. Biochem.* 2016. V. 101. P. 20–31.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.07.002>
  21. Методы исследования структуры, функционирования и разнообразия детритных пищевых сетей. Методическое руководство / А.Д. Покаржевский, А.С. Зайцев, К.Б. Гонгальский и др. М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова, 2003. 100 с.
  22. *Козлов М.В.* Мнимые повторности (pseudoreplication) в экологических исследованиях: проблема, не замеченная российскими учеными // *Журн. общ. биол.* 2003. Т. 64. № 4. С. 292–307.
  23. *Kuznetsova N.A.* Collembola in extreme natural and anthropogenic conditions: a case study of collembolan taxocoenoses // *Species and communities in extreme environments* / Golovatch S.I., Makarova O.L., Babenko A.B., Penev L.D. Eds. Sofia-Moscow: Pensoft Publishers & KMK Scientific Press, 2009. P. 441–458.
  24. *van der Wal A., Geerts R.H.E.M., Korevaar H.* et al. Dissimilar response of plant and soil biota communities to long-term nutrient addition in grasslands // *Biol. Fertil. Soils*. 2009. V. 45. P. 663–670.  
<https://doi.org/10.1007/s00374-009-0371-1>
  25. *Sabais A.C.W., Scheu S., Eisenhauer N.* Plant species richness drives the density and diversity of Collembola in temperate grassland // *Acta Oecol.* 2011. V. 37. P. 195–202.  
<https://doi.org/10.1016/J.ACTAO.2011.02.002>
  26. *Krab E.J., Oorsprong H., Berg M.P., Cornelissen J.H.* Turning northern peatlands upside down: disentangling microclimate and substrate quality effects on vertical distribution of Collembola // *Functional Ecology*. 2010. V. 24. P. 1362–1369.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01754.x>
  27. *Endlweber K., Ruess L., Scheu S.* Collembola switch diet in presence of plant roots thereby functioning as herbivores // *Soil Biol. Biochem.* 2009. V. 41. P. 1151–1154.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.02.022>
  28. *Korobushkin D.I., Korotkevich A.Y., Kolesnikova A.A.* et al. Consumption of aquatic subsidies by soil invertebrates in coastal ecosystems // *Contemporary Problems of Ecology*. 2016. V. 9. P. 396–406.  
<https://doi.org/10.1134/S1995425516040077>
  29. *Hoekman D., Bartrons M., Gratton C.* Ecosystems linkages revealed by experimental lake-derived isotope signal in heathland food webs // *Oecologia*. 2012. V. 71. P. 832–845.  
<https://doi.org/10.1007/s00442-012-2329-5>
  30. *Rybalov L.B., Kamaev I.O.* Diversity of soil mesofauna in northern taiga biogeocoenoses of the Kamennaya River basin (Karelia) // *Biology Bulletin*. 2011. V. 38. P. 338–347.  
<https://doi.org/10.1134/S1062359011040169>
  31. *Wardle D.A.* Communities, ecosystems: linking the Aboveground, Belowground Components. Oxford: Princeton Univ. Press, 2002. 400 p.
  32. *Lavelle P., Spain A.* Soil ecology. Berlin: Springer, 2001. 688 p.
  33. *Ferris H., Bongers T., de Goede R.G.M.* A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept // *Applied Soil Ecology*. 2001. V. 18. P. 13–29.  
[https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(01\)00152-4](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(01)00152-4)
  34. *Ferris H., Matute M.M.* Structural and functional succession in the nematode fauna of a soil food web // *Applied Soil Ecology*. 2003. V. 23. P. 93–110.  
[https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(03\)00044-1](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(03)00044-1)
  35. *Freckman D.W., Ettema C.H.* Assessing nematode communities in agro-ecosystems of varying human intervention // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 1993. V. 45. P. 239–261.