

УДК 595.713:591.5(470.65)

ФОРМИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ КОЛЛЕМБОЛ (HEXARODA, COLLEMBOLA) ПРИ ОТСТУПАНИИ ЦЕЙСКОГО ЛЕДНИКА (СЕВЕРНАЯ ОСЕТИЯ – АЛАНИЯ)

© 2023 г. М. Д. Антипова^{а, *}, А. Б. Бабенко^{а, **}

^аИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Москва, 119071 Россия

*e-mail: antimar.2410@gmail.com

**e-mail: lsdс@mail.ru

Поступила в редакцию 29.09.2023 г.

После доработки 04.10.2023 г.

Принята к публикации 05.10.2023 г.

Изучены сукцессионные смены населения коллембол (=ногохвосток) по мере отступления Цейского ледника в пределах десяти участков возрастом от 1 до 170 лет на высотах от 2336 до 2071 м над ур. м. Участки охватывали основные стадии зарастания поверхности: от голого грунта, через травянисто-кустарниковую стадию до смешанного, а затем зрелого соснового леса. Показано, что коллемболы из рода *Desoria*, представленные специфичным обитателем открытого каменисто-песчаного грунта у самого подножия ледника, появляются уже в течение первого года после отступления льда. В течение первых 7–14 лет сукцессии происходят быстрые смены населения, и состав группировок неоднократно меняется. На травянисто-кустарниковой стадии зарастания поверхности (14 лет) наблюдается резкое увеличение как численности, так и видового разнообразия коллембол, однако своего максимального уровня эти значения достигают на самых поздних стадиях. С этого момента основу населения коллембол составляют эвритопные виды с широкими ареалами, принадлежащие, как правило, к эуэдафической и гемизадафической группам жизненных форм, а сукцессия постепенно замедляется. Примерно через 100 лет комплексы коллембол становятся сопоставимыми по уровню разнообразия с таковыми в развитых сообществах горно-лесного пояса региона, хотя их состав и структура обладают выраженным локальным характером. Проведенное сравнение с аналогичными зарубежными исследованиями показало, что состав перигляциальных группировок коллембол на сопоставимых по возрасту участках демонстрирует высокий уровень региональной специфики.

Ключевые слова: ногохвостки, первичная сукцессия, пионерные виды, перигляциальный ландшафт, Кавказ

DOI: 10.31857/S0044513423120036, **EDN:** GRRFPN

Уже более века глобальные климатические изменения приводят к повсеместному таянию горных ледников (Roe et al., 2017; Hock et al., 2019; Zemp et al., 2019). Регион Большого Кавказа не является исключением: было показано, что за последние 20 лет общая площадь его оледенения сократилась на 23%, и все ледники находятся в стадии отступления (по 10–20 м/год) (Tielidze et al., 2022). В результате этого процесса открываются обширные и практически безжизненные поверхности, которые становятся доступными для заселения разными группами организмов. На сегодняшний день существует комплекс методик (дистанционное зондирование, лихенометрия, дендрохронология, картография), которые позволяют получить точные сведения о положении границ ледников для разных временных срезов (Бушуева, Соломина, 2012; Бушуева, 2013; Бушуе-

ва и др., 2015; Solomina et al., 2022). Эти данные о хронологии отступления ледников отражают точный возраст той или иной территории после дегляциации, а значит, и максимальный возраст экосистем. Подобные участки представляют собой удобную модель для изучения первичных сукцессий и механизмов формирования биотических сообществ (Hågvær et al., 2020; Ficetola et al., 2021).

Пионерные сообщества самых ранних стадий постгляциальных сукцессий, еще до появления растительности, как правило, представлены преимущественно хищными членистоногими, которые существуют за счет аллохтонных источников пищи, привносимых на эти участки с окружающих территорий. Такое радикальное нарушение классических правил трофической пирамиды, со сдвигом в сторону гетеротрофной фазы, получило название “predators first paradox” (Hodkinson et al.,

2002). За последние десятилетия было, однако, выяснено, что еще одними претендентами на роль первопоселенцев, заселяющих поверхности уже в первые несколько лет, являются клещи (Acari) (Skubała, Gulvik, 2005; Seniczak et al., 2006; Hågvar et al., 2009) и коллемболы (Collembola), они же ногохвостки (Hågvar, 2010; Hågvar et al., 2020; Hågvar, Gobbi, 2022; Valle et al., 2021, 2022). Изучение содержимого кишечника пионерных видов жуков и пауков на ледниках выявило значительный вклад коллембол в рацион их питания (König et al., 2011; Raso et al., 2014; Sint et al., 2019). Во всех исследованных перигляциальных территориях Европы, включая как высокогорные, так и арктические экосистемы, коллемболы были обнаружены на самых ранних этапах сукцессии (Kaufmann et al., 2002; Hodkinson et al., 2004; Hågvar, 2010; Hågvar et al., 2020). Раннее появление коллембол на поверхностях, недавно освободившихся от льда, обычно связывают с их экологической пластичностью и высоким потенциалом к расселению, включая воздушный перенос и активную миграцию (Hawes, 2008; Hawes et al., 2007; Flø, Hågvar, 2013). В дальнейшем этот факт даже послужил основанием для формулировки специального принципа “The Collembola first” (Hågvar, Gobbi, 2022). Осваивая открытые после таяния льда поверхности, коллемболы не только способствуют процессам минерализации и гумификации, но и, по всей видимости, поддерживают жизнедеятельность популяций пионерных хищников, тем самым играя ключевую роль в развитии пионерных экосистем. Вместе с тем данные об участии коллембол в сукцессионных процессах на перигляциальных поверхностях едва ли можно считать полными. На Кавказе, да и в России в целом, подобные исследования ранее не проводились.

Основная цель настоящей работы — описание разновозрастных группировок коллембол, сформировавшихся у подножия Цейского ледника (Кавказ, Северная Осетия) при его отступании. При этом решались две основные задачи: (1) выявление состава и специфики пионерных группировок и (2) анализ характера и скорости сукцессионных изменений, а также особенностей группировок коллембол в разновозрастных биотопах в диапазоне от 1 до 170 лет.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Район исследования

Долинный ледник Цей, расположенный на северном склоне Большого Кавказа, не только является одним из крупнейших ледников Северной Осетии, но и одним из самых низко опускающихся на Кавказе. По данным Бушуевой (2013), в 2007 г. его длина достигала 8.9 км, а площадь составляла

12 км². Однако ледник находится в стадии деградации, по крайней мере, с середины XIX века и к 2020 г. его язык отступил приблизительно на 1.8 км. В последнее время скорость его таяния, похоже, увеличилась, и за период с 11.09.2020 по 23.06.2021 он отступил на целых 15.6 м (Северо-Осетинский Центр по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, запрос от 07.07.2021).

Пробные участки

Выбор конкретных участков для работ был основан на специально подготовленной карте, отражающей динамику отступления Цейского ледника (рис. 1). Данная карта была составлена И.С. Бушуевой (Институт географии РАН) на базе многолетних исследований ледников Северного Кавказа (Бушуева, Соломина, 2012; Бушуева, 2013 и др.) и современных спутниковых снимков. Датированные стадии отступления Цейского ледника охватывали период с середины XIX века до 2020 г.

На этой территории возрастом от 0 до примерно 170 лет, именуемой в дальнейшем перигляциальной зоной, были выбраны 10 пробных участков (I–X), охватывающих основные стадии первичной сукцессии растительного покрова: от практически голого грунта у самого подножия ледника через “луговую” и “кустарниковую” стадии до смешанного, а затем зрелого соснового (*Pinus sylvestris* ssp. *hamata*) леса (табл. 1, рис. 2–3). Участки располагались в диапазоне высот от 2071 до 2336 м над ур. м. Дополнительно были обследованы два леса, расположенные вне датированных участков ниже по склону: кленовый (*Acer trautvetteri*), выросший на месте сошедшего около 70 лет назад селевого вала реки Медик (участок IX, 1984 м над ур. м.) и буковый (*Fagus orientalis*) (1865 м над ур. м.).

Сбор материала

Работы в Цейском ущелье были проведены в июле 2021 г. в рамках комплексных работ по изучению первичных сукцессий членистоногих в перигляциальных ландшафтах Северного Кавказа. Для сбора коллембол был использован набор стандартных почвенно-зоологических методик. Крупные подстилочные и атмобиотические формы отлавливали с помощью ловушек (пластиковые стаканы объемом 200 мл и диаметром 6.5 см) в течение 10 дней. Для этого на каждом из выбранных участков, кроме букового леса, было установлено по 15 ловушек, заполненных на треть водой, которые проверяли через день. Общий объем сборов составил 1470 ловушко/суток; часть ловушек на наиболее молодых участках в силу естественных (обрушение льда, затопление) или антропогенных причин временами не “работала”.

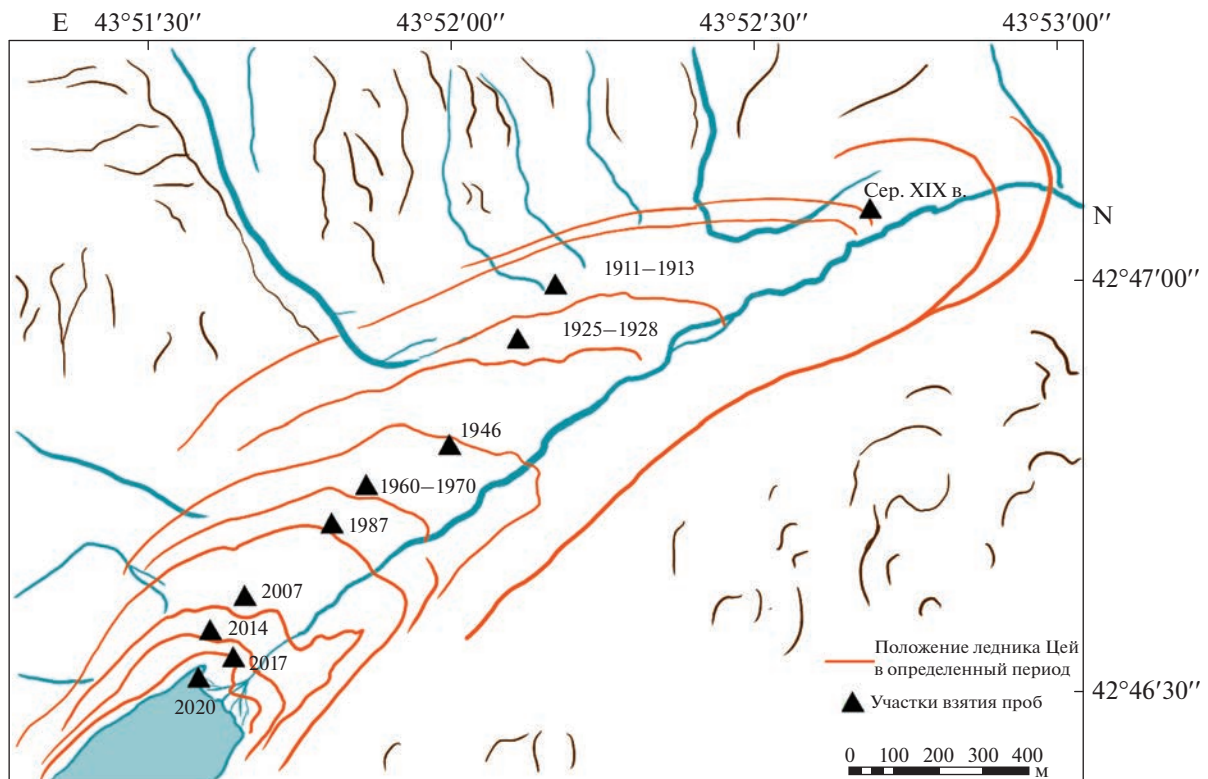


Рис. 1. Карта верхний Цейского ущелья с указанием на положение края ледника в разный период (авт. И.С. Бушуева).

Для оценки плотности и состава почвенного населения применяли эклекторный метод. В самом конце экспедиционных работ на пробных участках (I–X) были отобраны почвенные монолиты размером $5 \times 5 \times 5$ см. Повторность для первых двух участков была 8-кратная, во всех остальных случаях было отобрано по 10 проб на каждом участке. Пробы перевозили в лабораторию, взвешивали для определения относительной влажно-

сти и размещали в эклекторах; время выгонки без подогрева составляло ~ 7 суток. Сбор материала в кленовом лесу проводили аналогичным образом, как и на датированных участках (ловушки, почвенные пробы и ручной сбор), а в буковом лесу были отобраны по 3 сборные пробы мха, подстилки и почвы и проведен ручной отлов.

С “появлением” на участках подстилки применяли сифтер (по 10–30 л подстилки на участок)

Таблица 1. Краткое описание пробных участков

№ участка	Год обнажения	Возраст поверхности	Краткая характеристика
I	2020	1	Песчано-галечная поверхность без явных признаков растительности
II	2017	4	Песчано-галечная поверхность с одиночными цветковыми растениями
III	2014	7	Вейниковый луг
IV	2007	14	Разреженная кустарниковая ассоциация
V	1987	34	Молодой смешанный лес
VI	1960–1970	~ 60	Высокотравный березняк
VII	1946	75	Частый разнотравный березняк
VIII	1921–1925	~ 96	Разреженный сосняк
IX	1911–1913	~ 110	Смешанный лес
X	Середина XIX века	~ 170	Зрелый сосняк

и ловили ногохвосток вручную при помощи экс-гаустера. В биотопах с голым песчаным грунтом (участки I и II) применяли метод флотации. Для регистрации переносимых ветром коллембол были установлены липкие ловушки, представляющие собой конструкцию из алюминиевой трубки длиной 1 м с прикрепленными к верхнему концу двумя пластиковыми чашками Петри. Внутренние поверхности чашек смазывали тонким слоем энтомологического клея. Ловушки устанавливали вдоль каменистой гряды на участке I таким образом, чтобы одна клейкая поверхность была ориентирована к краю ледника, а другая — в противоположную сторону. Всего было установлено 5 таких ловушек, длительность их работы составила 8 суток. После этого ловушки демонтировали, а поверхность чашек Петри просматривали под стереоскопическим микроскопом в лабораторных условиях. Обнаруженных животных промывали в растворе бензина и при необходимости монтировали в препараты для дальнейшей видовой идентификации.

В целом на обследованных участках было отловлено и определено около 13 тыс. экземпляров коллембол.

Статистическая обработка материалов и визуализация полученных результатов осуществлялась с помощью программы PAST 4.13 (Hammer et al., 2001) и Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Фауна

Всего на обследованных участках был обнаружен 81 вид ногохвосток из 51 рода 16 семейств (табл. 4). У 17 из этих видов по разным причинам (проблемы таксономии отдельных родов, еди-

ничные или ювенильные экземпляры, а также, очевидно, новые виды) не удалось установить точную видовую принадлежность. Подавляющее большинство обнаруженных видов принадлежит к семействам Isotomidae (28 видов) и Entomobryidae (10 видов); наиболее разнообразно представленные рода — *Mesaphorura* (7 видов) и *Folsomia* (6 видов). Ядро фауны сложено в основном видами с европейским (23%) и голарктическим (21%) распространением, при этом многие виды, зарегистрированные в районе, — обычные обитатели лесного пояса восточной Европы. Количество видов со специфическим горным характером распределения оказалось на удивление невелико. К ним можно причислить лишь *Friesea albida*, *Folsomia alpina*, *F. inoculata*, *Uzelia setifera*, *Tetracanthella caucasica*, *Protaphorura unari*, *Superodontella* cf. *montemaceli* и *Desoria* sp. aff. *duodecimoculata*. Несмотря на то, что Кавказ часто рассматривают как регион с повышенной долей эндемизма у многих групп, среди коллембол Цейского ущелья к эндемикам можно с уверенностью отнести лишь *Tetracanthella caucasica*, *Entomobrya kuznetsovae*, *E. wojtusiaki*, *Orchesella irregularilineata*, *O.* cf. *caucasica*, *Sminthurus* cf. *causicus* и *D.* sp. aff. *duodecimoculata*, которые составляют всего около 8% от общего списка зарегистрированных нами видов. При этом стоит учитывать крайне слабую изученность фауны коллембол на Северном Кавказе, о чем свидетельствует большое число форм с неустановленной видовой принадлежностью. Нет сомнения, что при детальном их изучении выявятся новые для науки виды, которые, по нашим оценкам, могут увеличить показатель эндемизма как минимум в три раза.

Таблица 2. Видовой состав группировок ногохвосток на начальных стадиях сукцессии

Вид	I (1 год)	II (4 года)	III (7 лет)
<i>Desoria</i> sp. aff. <i>duodecimoculata</i>	+	+	
<i>Ballistura</i> sp.		+	
<i>Tomocerus</i> sp.		+	+
<i>Friesea albida</i>		+	
<i>Orchesella</i> cf. <i>caucasica</i>		+	+
<i>Ceratophysella</i> sp. aff. <i>succinea</i>		+	+
<i>Folsomia quadrioculata</i>		+	
<i>Parisotoma notabilis</i>		+	
<i>Folsomia alpina</i>			+
<i>Folsomides parvulus</i>			+
<i>Mesaphorura hylophila</i>			+
<i>M. macrochaeta</i>			+
<i>M. tenuisensillata</i>			+



Рис. 2. Пробные площадки в Цейском ущелье: А — участок I (голый песчано-каменистый грунт у края ледника), В — участок II, С — участок III (луговая стадия).

Структура населения

Коллемболы появляются на обследованном профиле практически сразу после отступления ледника. На участке I (2020 г.) был зарегистрирован единственный вид — *Desoria* sp. aff. *duodecimoculata* (табл. 2). Это, очевидно, новый вид из группы *nivalis*, включающей несколько высокогорных европейских форм, требующих современ-

ного переописания. Несмотря на довольно низкую плотность в почвенных пробах (0.08 экз./дм^2), вид был выловлен практически всеми использованными методами: флотация, ловушки, почвенные пробы и сбор вручную эксгаустером. Один экземпляр был найден на поверхности липкой ловушки, что подтверждает способность вида к воздушному переносу. Низкая численность в поч-

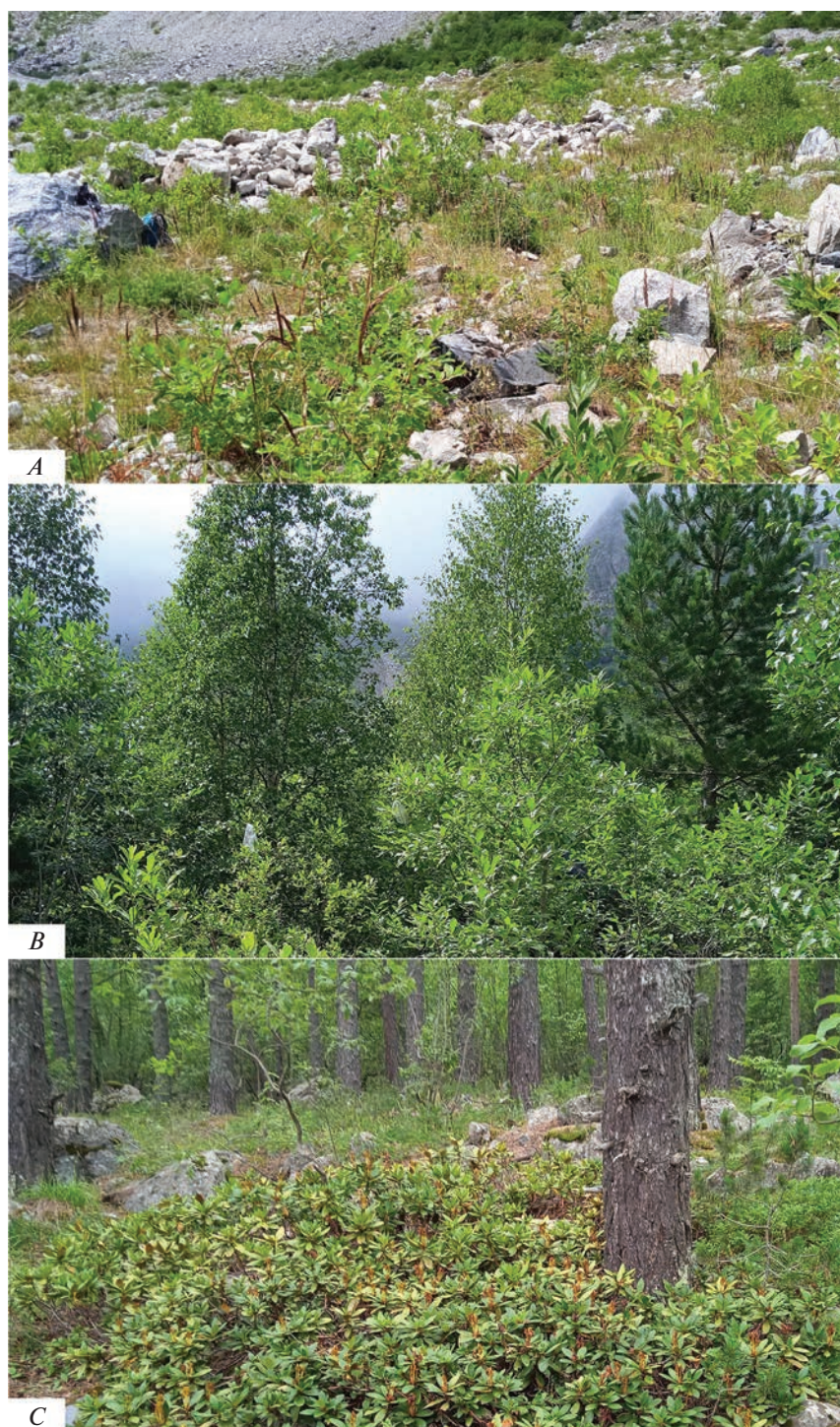


Рис. 3. Пробные площадки в Чейском ущелье: *A* — участок IV (разнотравно-кустарниковая стадия), *B* — участок V (молодой смешанный лес), *C* — участок X (зрелый сосновый лес).

венных образцах возможно связана со сложностью выгонки вида из песчано-глинистого субстрата, а регистрация разными методами косвенно отражает его довольно высокую встречаемость в данном биотопе. За пределами I и II участков, т.е. после появления выраженного растительного покрова, вид не встречался.

На поверхности, освободившейся ото льда не более четырех лет назад (участок II), наблюдается заметное увеличение видового и родового разнообразия (до 8 видов и 8 родов), хотя общая плотность почвенного населения невелика и многие виды представлены здесь единичными особями. В составе этой группировки уже присутствуют не

Таблица 3. Относительное обилие (%) массовых видов ногохвосток перигляциальных участков Цейского ущелья

Вид	Номер участка, возраст поверхности (лет)									
	I (1 год)	II (4 года)	III (7 лет)	IV (14 лет)	V (34 года)	VI (60 лет)	VII (75 лет)	VIII (96 лет)	IX (110 лет)	X (170 лет)
<i>Ceratophysella</i> sp. aff. <i>succinea</i>	—	92.4	—	—	—	—	1.3	12.8	12.9	23.4
<i>Desoria</i> sp. aff. <i>duodecimoculata</i>	100.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Entomobrya kuznetsovae</i>	—	—	—	—	7.3	—	—	0.7	—	0.1
<i>Folsomia quadrioculata</i>	—	3.3	—	27.0	60.1	—	0.3	—	—	—
<i>F. ksenemani</i>	—	—	—	0.4	—	—	14.0	—	4.5	0.1
<i>Folsomides parvulus</i>	—	—	10.0	4.5	—	—	—	—	—	—
<i>Isotomiella minor</i>	—	—	—	—	—	28.5	5.0	34.2	32.9	19.4
<i>Lepidocyrtus</i> cf. <i>lignorum</i>	—	—	—	0.4	2.2	0.6	7.3	—	—	0.1
<i>Megalothorax willemi</i>	—	—	—	2.5	0.4	5.1	2.2	0.1	3.0	6.4
<i>Mesaphorura hylophila</i>	—	—	3.3	—	2.6	8.2	—	0.2	—	—
<i>M. macrochaeta</i>	—	—	46.7	40.3	9.9	0.6	0.3	3.1	2.4	2.6
<i>M. tenuisensillata</i>	—	—	33.3	1.5	7.7	2.7	0.1	18.5	3.5	1.8
<i>Oligaphorura absoloni</i>	—	—	—	—	—	1.0	—	1.8	1.4	8.6
<i>Parisotoma notabilis</i>	—	—	—	8.7	6.8	23.2	48.9	12.8	20.5	24.9
<i>Pseudanurophorus binoculatus</i>	—	—	—	—	—	5.5	1.7	1.8	7.4	2.0
<i>Tetracanthella caucasica</i>	—	—	—	4.0	—	—	—	—	—	—
<i>Vertagopus</i> sp.	—	—	—	—	—	12.7	11.8	3.3	2.3	2.6
<i>Willemia anophthalma</i>	—	—	—	—	—	2.7	1.0	9.9	3.3	6.1
Число проб	8	8	10	10	10	10	10	10	10	10
Общее обилие, экз./дм ²	5.0	46.0	12.0	373.6	181.6	210.4	352.0	392.0	418.0	547.2
Число видов*	1	4 (8)	6 (8)	21(25)	12 (20)	25 (30)	20 (23)	16 (28)	25 (35)	21 (30)

Примечания. Жирным шрифтом выделены доминанты (относительное обилие более 12%).
* По данным электорной выгонки; в скобках — с учетом дополнительных методов сбора (ручной отлов, ловушки, флогация, сифтование).

Таблица 4. Общий список зарегистрированных видов коллембол на пробных участках в Цейском ущелье

Семейство, вид	Номера участков										Кленовый лес	Буковый лес
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X		
Нипогастриды												
<i>Ceratophysella</i> sp. aff. <i>succinea</i> (Gisin 1949)		+	+				+	+	+	+	+	
<i>Ceratophysella denticulata</i> (Bagnall 1941)				+								
<i>Hypogastrura vernalis</i> (Carl 1901)						+						
<i>Schoettella ununguiculata</i> (Tullberg 1869)											+	
<i>Xenylla szeptyckii</i> Skarżyński. Piwnik et Porco 2018								+		+	+	+
<i>Willemia anophthalma</i> Börner 1901						+	+	+	+	+		
<i>Willemia intermedia</i> Mills 1934					+							
Неануриды												
<i>Endonura ossetica</i> Smolis et Kuznetsova 2016												+
<i>Friesea albida</i> Stach 1949		+		+								
<i>Friesea mirabilis</i> (Tullberg 1871)						+						
<i>Neanura muscorum</i> (Templeton 1835)						+			+	+	+	+
<i>Micranurida forsslundi</i> Gisin 1949						+			+	+		
<i>Micranurida pygmaea</i> Börner 1901				+		+		+	+	+		
<i>Pseudachorutes vitalii</i> Kaprus et Weiner 2009					+	+	+	+	+	+	+	
Одонтеллиды												
<i>Superodontella</i> cf. <i>montemaceli</i> Arbea et Weiner 1992				+			+		+			
Оничуриды												
<i>Hymenaphorura</i> sp.				+								
<i>Oligaphorura absoloni</i> (Börner 1901)						+		+	+	+	+	+
<i>Oligaphorura</i> sp.						+			+			
<i>Protaphorura</i> sp.				+	+	+						
<i>Protaphorura sakatoi</i> (Yosii 1966)							+		+			+
<i>Protaphorura unari</i> Rusek 1995				+								
Туллбергииды												
<i>Mesaphorura critica</i> Ellis 1976									+		+	+
<i>Mesaphorura hylophila</i> Rusek 1982			+		+	+		+				
<i>Mesaphorura italica</i> (Rusek 1971)									+	+	+	
<i>Mesaphorura macrochaeta</i> Rusek 1976			+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>Mesaphorura pongoi</i> Rusek 1982									+	+	+	
<i>Mesaphorura sylvatica</i> Rusek 1971									+	+		
<i>Mesaphorura tenuisensillata</i> Rusek 1974			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Metaphorura denisi</i> Simón Benito 1985						+						
Изотомиды												
<i>Anurophorus palearcticus</i> Potapov 1997								+	+			
<i>Ballistura</i> sp.		+										
<i>Desoria</i> sp. aff. <i>duodecimoculata</i> Denis 1927	+	+										
<i>Desoria grisea</i> (Lubbock 1870)											+	
<i>Desoria nivea</i> (Schäffer 1896)									+		+	
<i>Desoria</i> cf. <i>tolya</i> Fjellberg 2007				+								
<i>Folsomia alpina</i> Kseneman 1936			+									
<i>Folsomia inoculata</i> Stach 1947											+	+
<i>Folsomia litsteri</i> Bagnall 1939						+			+	+		+
<i>Folsomia manolachei</i> Bagnall 1939				+	+							
<i>Folsomia ksenemani</i> Stach 1947				+			+		+	+	+	+
<i>Folsomia quadrioculata</i> (Tullberg 1871)		+		+	+		+			+		+
<i>Folsomides parvulus</i> Stach 1922			+	+								
<i>Hemisotoma thermophila</i> (Axelson 1900)								+				
<i>Isotoma viridis</i> Bourlet 1839					+			+				
<i>Isotomiella minor</i> (Schäffer 1896)						+	+	+	+	+	+	+

Таблица 4. Окончание

Семейство, вид	Номера участков										Кленовый лес	Буковый лес
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X		
<i>Isotomurus</i> sp. juv.					+							
<i>Pachyotoma caucasica</i> (Stach 1947)						+						
<i>Parisotoma notabilis</i> (Schäffer 1896)		+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Proisotoma minima</i> Absolon 1901								+	+			
<i>Proisotoma minuta</i> (Tullberg 1871)						+						
<i>Pseudanurophorus binoculatus</i> Kseneman 1934						+	+	+	+	+	+	+
<i>Pseudisotoma sensibilis</i> (Tullberg 1876)							+					+
<i>Tetracanthella caucasica</i> (Stach 1947)				+								
<i>Uzelia setifera</i> Absolon 1901											+	
<i>Vertagopus cinereus</i> Nicolet 1842						+	+	+	+	+		+
<i>Vertagopus haagvari</i> Fjellberg 1996								+				+
<i>Vertagopus</i> sp.						+	+	+	+	+	+	+
Orchesellidae												
<i>Orchesella</i> cf. <i>caucasica</i> Stach 1960		+	+	+	+							
<i>Orchesella irregularilineata</i> Stach 1960									+	+	+	+
Entomobryidae												
<i>Entomobrya kuznetsovae</i>				+	+	+	+	+	+	+	+	+
Jordana. Potapov et Baquero 2011												
<i>Entomobrya nivalis</i> (Linnæus 1758)							+	+		+		
<i>Entomobrya</i> cf. <i>multisetis</i>									+			
Baquero. Potapov et Jordana 2021												
<i>Entomobrya wojtusiaki</i> (Stach 1963)										+		
<i>Entomobrya</i> spp. undet.					+	+	+	+	+	+	+	
<i>Entomobryoides purpurascens</i> (Packard 1873)				+			+				+	
<i>Lepidocyrtus</i> cf. <i>lignorum</i> (Fabricius 1793)				+	+	+	+	+	+	+		+
<i>Lepidocyrtus</i> cf. <i>violaceus</i> (Geoffroy 1762)												+
<i>Pseudosinella octopunctata</i> (Börner 1901)				+								
<i>Willowsia platani</i> (Nicolet 1842)								+			+	
Tomoceridae												
<i>Tomocerina minuta</i> (Tullberg 1876)									+			
<i>Tomocerus</i> sp.		+	+	+								
<i>Tomocerus vulgaris</i> (Tullberg 1871)					+	+	+	+	+	+	+	
Neelidae												+
<i>Megalothorax willemi</i> Schneider et D'Haese 2013				+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Neelus murinus</i> Folsom 1896											+	
Mackenziellidae												
<i>Mackenziella psocoides</i> Hammer 1953				+								
Sminthurididae												
<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer 1898)						+					+	
Arrhopalitidae												
<i>Pygmarrhopalites principialis</i> (Stach 1945)							+					
Sminthuridae												
<i>Lipotrix lubbocki</i> (Tullberg 1872)									+		+	
<i>Spatulosminthurus flaviceps</i> (Tullberg 1871)									+		+	
<i>Sminthurus</i> cf. <i>causicus</i> Karsch 1893					+	+			+	+		
Dicyrtomidae												
<i>Dicyrtomina</i> sp.											+	
Bourletiellidae												
<i>Fasciosminthurus obtectus</i> Bretfeld 1992				+	+			+				

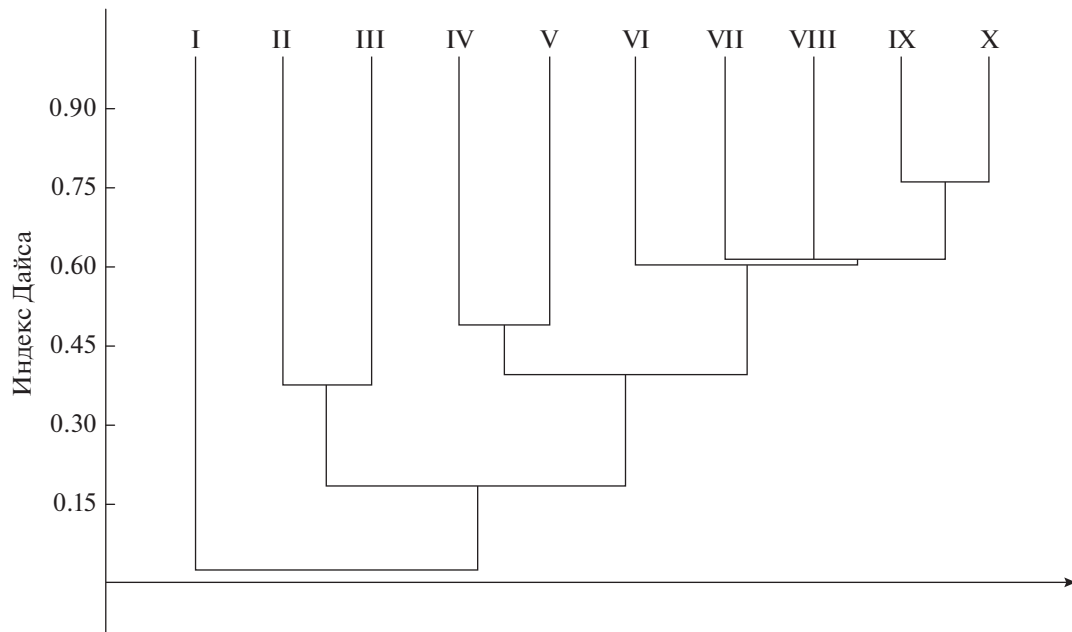


Рис. 4. Фаунистическое сходство группировок коллембол обследованных участков Цейского ущелья по индексу Дайса (Dice) (Программа PAST). Описание пробных участков см. табл. 1.

только кавказские эндемики и горные европейские формы (*Orchesella* cf. *caucasica* и *Friesea albida*), но и такие широко распространенные эврибионты, как *Parisotoma notabilis* и *Folsomia quadrioculata*. При этом статус целого ряда зарегистрированных здесь видов, *Tomocerus* sp. и *Ballistura* sp. требует отдельного таксономического анализа. К ним же относится *Ceratophysella* sp. aff. *succinea*, предположительно являющийся широко распространенным, но пока неописанным эндемиком Кавказа.

Спустя 7 лет с момента обнажения поверхности (участок III) количество видов осталось неизменным, однако структура населения претерпела определенные изменения. Отличительной особенностью этой “луговой” стадии является появление настоящих почвенных форм из рода *Mesaphorura* (*M. macrochaeta*, *M. tenuisensillata* и *M. hylophila*), для которых характерен партеногенез, а также ксерорезистентного вида *Folsomides parvulus*. Вторая яркая особенность этой группировки — высокая встречаемость в ловушках атмобионтного вида *O.* cf. *caucasica*, который практически отсутствовал в почвенных пробах. Экземпляры этого вида были отмечены и на более поздних стадиях (II–V участки), однако именно на участке III вид был представлен столь массово.

Анализ фаунистической структуры группировок ногохвосток на датированных участках постгляциальной сукцессии показал выделение нескольких отчетливых кластеров (рис. 4). Естественно, обособилась группировка наиболее молодого биотопа (I участок), представленная единственным

видом *D.* sp. aff. *duodecimoculata*. Второй кластер сформировали сообщества травянистых стадий сукцессии (II–III участки). Все лесные группировки (VI–X) объединились в единый кластер с 60% фаунистического сходства, а промежуточное положение заняли кустарниковые сообщества (IV–V участки). Сходное разделение продемонстрировано и с помощью результатов многомерного шкалирования, проведенного на основе рангового распределения Спирмана (рис. 5). Так, абсолютно изолированное положение заняли точки, соответствующие группировке пионерного участка II, остальные же биотопы поделились на две большие группы. Первая группа отражает “средние” стадии растительной сукцессии (участки III–V), чьи диапазоны широко перекрываются, вторая — оформилась в единое облако группировок более зрелых лесных сообществ (участки VI–X).

По данным эклекторных сборов, общая плотность населения коллембол на обследованной территории варьировала от 5 до 547 экз./дм², в среднем составляя 266.7 экз./дм² ± 28.2 SE (медиана 198 экз./дм²) (рис. 6). Минимальное значение плотности коллембол было зарегистрировано на самой ранней сукцессионной стадии (участок I), а максимальное — на самой поздней, представленной зрелым сосновым лесом (участок X). В пределах горно-лесного пояса на перигляциальных участках сначала наблюдается снижение численности группировок, а затем дальнейший постепенный рост этого показателя. Состав массовых видов и их относительное обилие для каж-

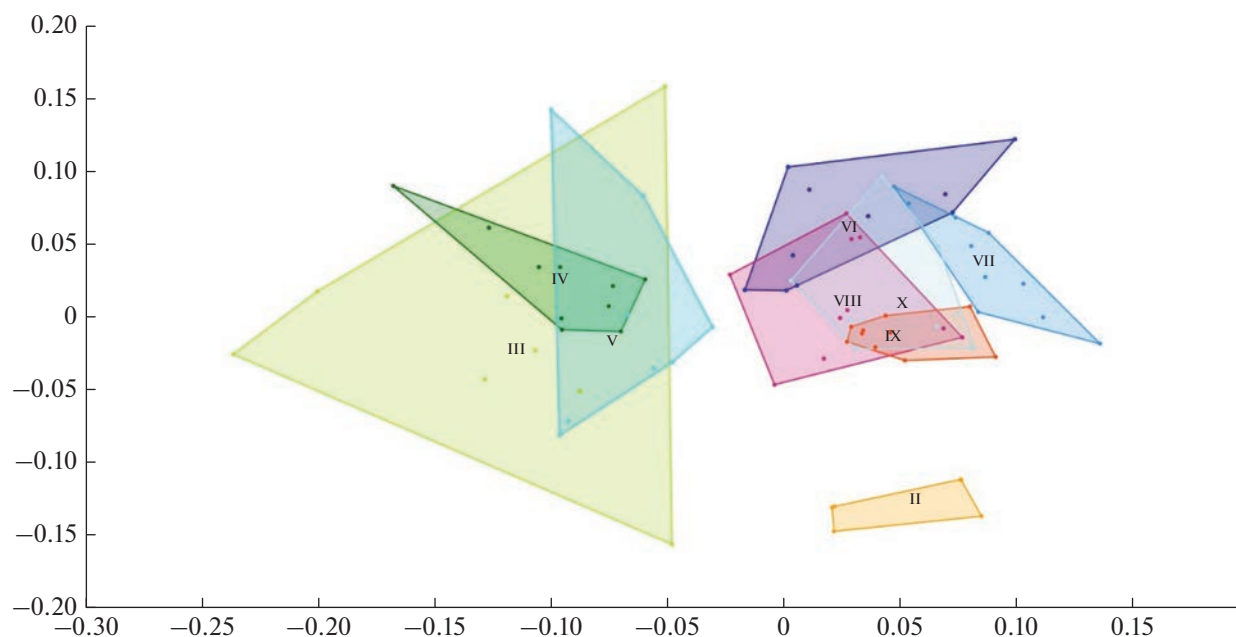


Рис. 5. Сходство перигляциальных группировок коллембол Цейского ущелья (nonmetric MDS, индекс Rho, программа PAST 4.03). Описание пробных участков см. табл. 1.

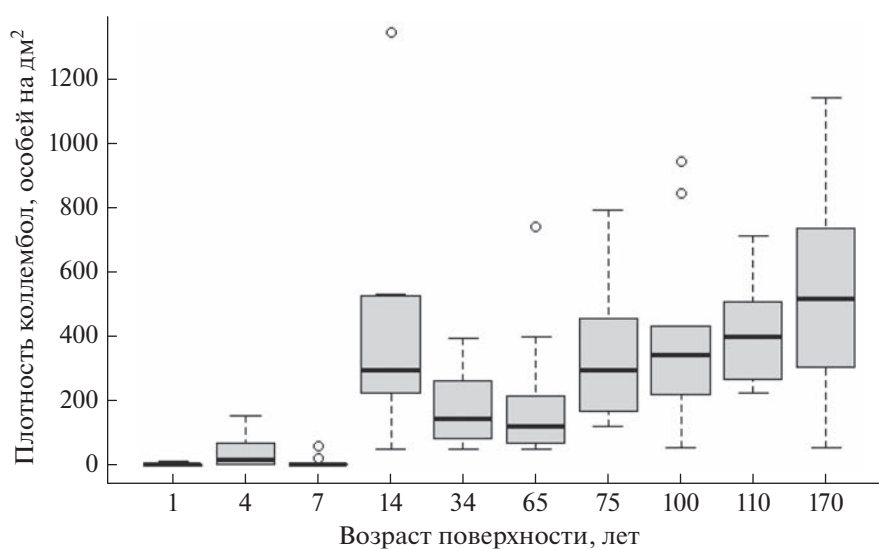


Рис. 6. Плотность населения коллембол (особей/дм²) на пробных участках разного возраста.

дого из обследованных участков представлены в табл. 3.

При переходе к кустарниковой стадии зарастания (14 лет после дегляциации, участок IV) отмечено довольно резкое увеличение как численности, так и разнообразия. На этом участке было зафиксировано 25 видов коллембол (рис. 7), что составило 33% от общего видового состава ногохвосток на обследованном профиле. Начиная с этой стадии, в составе сообществ встречаются

представители всех основных жизненных форм коллембол (рис. 8). Средняя плотность на участке возросла в 30 раз по сравнению с предыдущей стадией, составив 373.6 экз./дм². Это значение во многом было обусловлено доминированием широко распространенных по всей Голарктике видов — *Mesaphorura macrochaeta* 150.4 экз./дм² (40% от общего обилия коллембол на участке) и *Folsomia quadrioculata* 100.8 экз./дм² (27% от общего обилия коллембол на участке), а также субдоми-

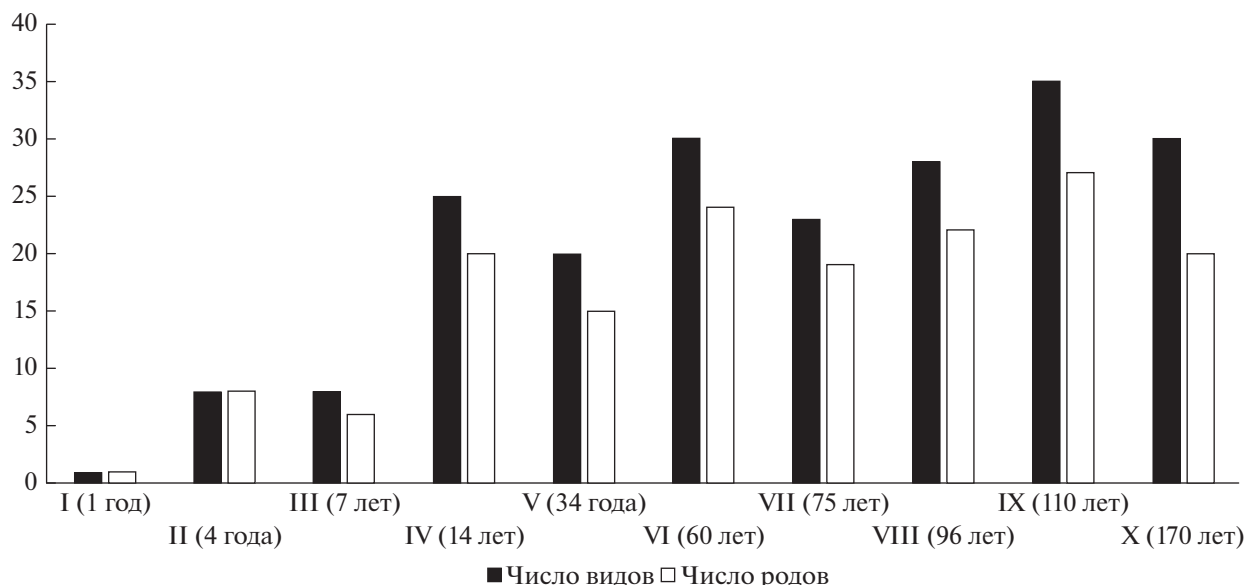


Рис. 7. Соотношение числа видов и числа родов на перигляциальных участках Цейского ущелья (по данным количественных и качественных учетов).

нанта — *P. notabilis* (9%). В ловушках были зарегистрированы первые представители слитнобрюхих коллембол — *Fasciosminthurus* cf. *obtectus*. Наличие большого числа гнезд муравьев обусловило появление ассоциированного вида *Entomobryoides purpurascens*. При этом относительное обилие большинства остальных видов составляло менее 3%. Уникальными видами, не обнаруженными ни на предыдущих, ни на последующих стадиях, были *Tetracanthella caucasica*, *Pseudosinella* cf. *octopunctata*, *Protaphorura unari*, *Desoria* cf. *tolya*, *Ceratophysella denticulata*. Интересна находка здесь довольно редкого вида *Mackenziella psocoides*, чья экология и реальное распространение до сих пор остаются мало изученными (Fjellberg, 1989; Pomorski, 2000).

На стадии молодого смешанного леса с богатым разнотравьем (участок V, 34 года) произошла явная переорганизация сообщества: средняя численность коллембол снизилась в два раза, а видовое богатство сократилось до 20 видов. Начиная с этого участка, *Tomocerus* sp. замещается на *T. vulgaris*, типичного обитателя лесной подстилки; исчезают *Folsomides parvulus* и *Friesea albida*; появляются *Sminthurus* cf. *causicus*, *Isotoma viridis* и *Pseudachorutes vitalii*. К “уникальным” видам этой стадии можно отнести *Willemia intermedia*. Доминирующий вид, *F. quadrioculata*, составил 60% (109 экз./дм²) от общего обилия коллембол на этом участке. Данные ловушечных учетов численно были скудны, без выделения доминирующего ядра.

В более зрелых лесных сообществах общее видовое богатство варьировало в пределах 23–35 видов, жизненные формы представлены весьма полно

(рис. 8). Формируется типичная для хвойных лесов структура доминирования (Кузнецова, 2007) с преобладанием двух “традиционных” доминантов — *P. notabilis* и *I. minor*, обилие каждого из которых составило в среднем 34% на всех лесных участках (VI–X) (табл. 3). Появляются многие обычные для восточно-европейских лесов виды, такие как *Oligaphorura absoloni*, *W. anophthalma*, *Lipotrix lubbocki*, *Anurophorus palearcticus*, *Micranurida forsslundi*, *Entomobrya nivalis*, кортициколы *Neanura muscorum* и *Vertagopus cinereus*, а также бореомонтанный *Pseudanurophorus binoculatus* и арктомонтанный *Tomocerina minuta*. При переходе к лесным сообществам в пределах одного рода часто наблюдалась смена одних видов на другие. Так, *Protaphorura* sp. и *P. unari* сменяются на *P. sakatoi*, вид многочисленный в нижерасположенных сосновых лесах (Кузнецова и др., 2019). Подобным же образом происходило замещение видов в роде *Orchesella*, где лесная *O. irregularilineata* сменяла *O. cf. caucasica*, господствующую на первых стадиях постгляциальной сукцессии. Совокупно на лесных сукцессионных стадиях было обнаружено 32 вида, не отмеченных выше по профилю, т.е. 43% от всей выявленной фауны.

Два обследованных типа лесов, расположенных вне датированных участков (буковый и кленовый леса), добавили в общий видовой список всего 8 видов. Так, в кленовом лесу единично были обнаружены *Desoria grisea*, *Dicyrtomina* sp., *Neelus murinus*, *Uzelia setifera*, а на коре деревьев под лишайниковым покровом — агрегации *Schoettella ununguiculata*. Для букового леса специфичным оказался только *Endonura ossetica*, обитатель гни-

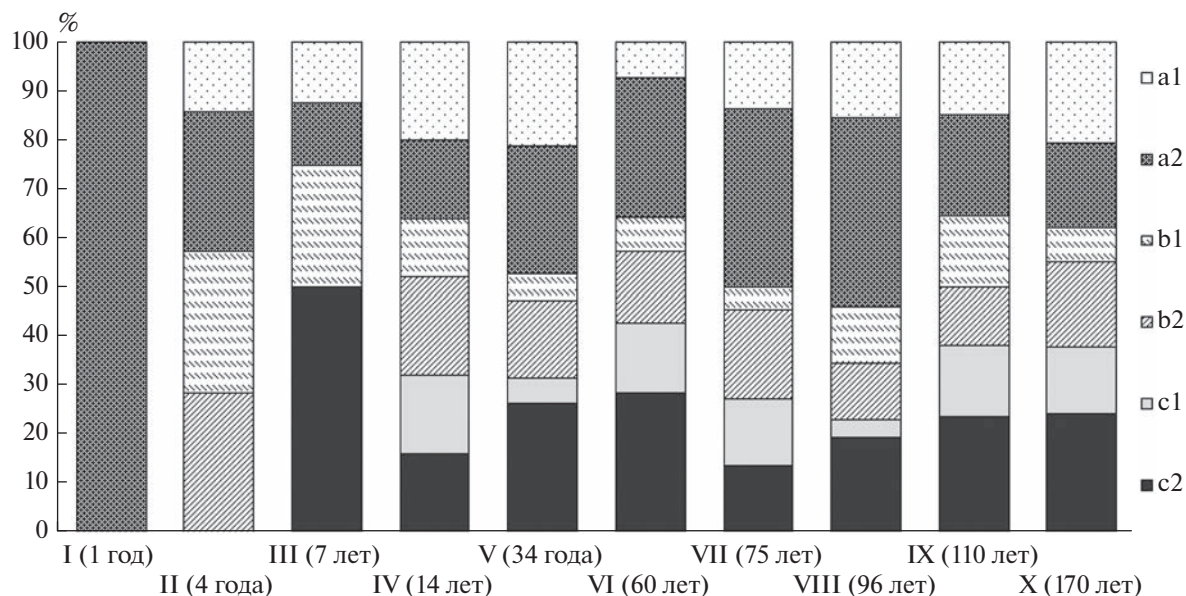


Рис. 8. Спектр жизненных форм коллембол (по: Стебаева, 1970) на разновозрастных перигляциальных участках сукцессионного ряда Цейского устья: a1 — атмобионты, a2 — верхнеподстилочные, b1 — нижнеподстилочные, b2 — подстильно-почвенные, c1 — верхнепочвенные, c2 — нижнепочвенные.

лой древесины. В почве и подстилке обоих лесов был весьма обычен *Folsomia inoculata*, который не был нами зарегистрирован на датированных участках. В остальном группировки ногохвосток этих лиственных лесов были весьма сходны по видовому составу с таковыми последних лесных стадий постгляциальной сукцессии (табл. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Коллемболы, несмотря на отсутствие крыльев и относительно невысокую подвижность, являются одной из самых легко расселяющихся групп беспозвоночных перигляциальных ландшафтов (Kaufmann et al., 2001, 2002; Hodkinson et al., 2004; Hågvar, 2010, 2012; Flø, Hågvar, 2013; Matthews, Vater, 2015; Rosero et al., 2021; Valle et al., 2022). Постоянное их присутствие на поверхностях, только что освободившихся от покрова Цейского ледника, лишний раз подтверждает этот факт. По нашим данным, на одногодичных участках в данном районе присутствовал лишь один вид — *D. sp. aff. duodecimoculata*, который является типичным представителем европейской группы *nivalis*, все из которых обитают лишь в высокогорных ландшафтах. В центральной Европе известно не менее семи видов этой группы [*D. nivalis* (Carl 1910), *D. duodecimoculata* (Denis 1927), *D. pallipes* (Kos 1942), *D. subcaerulea* (Kos 1942), *D. pseudomaritima* (Stach 1947), *D. variabilis* (Haybach 1972) и *D. calderonis* Valle 2021], большинство из которых считаются в настоящее время синонимами или нуждаются в переописании (Potapov, 2001). Ситу-

ацию усложняет существование нескольких альпийских видов рода *Vertagopus*, явно близких к группе *nivalis* (Lafooraki et al., 2020). Кавказский вид, очевидно, является новым для науки, но его описание в настоящее время, к сожалению, затруднено. Полное отсутствие *D. sp. aff. duodecimoculata* в нижележащих частях профиля явно свидетельствует о его узкой специализации к жизни в условиях открытого грунта, ограниченного количества ресурсов и низкой температуры. Причем он очевидно достаточно широко распространен в высокогорьях Северного Кавказа. Кроме Северной Осетии, это вид (или, возможно, очень близкая к нему форма) был отмечен нами у подножия и непосредственно в каменистых отложениях на льду нескольких ледников в Кабардино-Балкарии (Безенги, Мижирги, Кашкаташ, Башкара). Иными словами, постгляциальная сукцессия группировок ногохвосток в Цейском ущелье (и скорее всего, в целом на Кавказе) начинается с весьма специализированной формы.

Вопрос о соотношении видов-специалистов и универсалов, а также очередности их появления в процессе заселения дегляцированной поверхности, не раз обсуждался (Hågvar et al., 2020; Hågvar, Gobbi, 2022). Случаи преобладания первых обычно объясняют их высокой приспособленностью к жизни в суровых условиях открытого грунта у самой кромки льда, преобладание вторых связывают с широким спектром потребляемых пищевых ресурсов и толерантностью к быстро меняющимся условиям среды. Для перигляциальных территорий Европы было показано, что в пионерных

сообществах, как правило, присутствуют обе категории (Hågvar et al., 2020). Пионерные группировки коллембол могут включать как узко специализированные гидро- и криофильные формы, населяющие относительно небольшое пространство непосредственно под кромкой ледника или на нем (например, *Agrenia bidenticulata* в северной Европе или *Desoria calderonis* и *D. saltans* — в южной). В то же время, широко распространенные или даже космополитные виды, обладая “экологической гибкостью” и высоким репродуктивным потенциалом, могут иметь явные преимущества при освоении новых субстратов (Hågvar et al., 2020). Наши данные свидетельствуют о довольно раннем (спустя 4–7 лет с момента отхождения ледника) появлении широкораспространенных эвритопных видов, таких, например, как *P. notabilis*, *F. quadrioculata* и многие *Mesaphorura*. Из общего списка можно выделить 6 видов, которые регистрировались практически на протяжении всего датированного профиля (на 7 из 10 участков): *Parisetoma notabilis*, *Mesaphorura tenuisensillata*, *M. macrochaeta*, *Entomobrya kuznetsovae*, *Lepidocyrtus* cf. *lignorum* и *Megalothorax willemi*. Большинство из них представляют собой эврибионтные и зачастую космополитные формы с высокой численностью популяций. Таким образом, хотя первенство в очередности появления на обследованном профиле явно принадлежит виду-специалисту, он весьма быстро замещается более пластичными видами-универсалами.

Один из ключевых вопросов при анализе горных перигляциальных комплексов, ограниченной зоной бывшего ледникового ложа, — это выяснение степени их региональной специфичности. Сравнение наших результатов с литературными данными свидетельствует о весьма высоком уровне этой спецификации. В северной Европе пионерные группировки в основном формируются из гигрофильных представителей местной фауны, таких как *Agrenia bidenticulata*, *Desoria* spp., *Ceratophysella scotica*. Исключением является *Bourletiella hortensis*, широко распространенный голарктический вид, который доминировал в ловушечных учетах на трехлетних перигляциальных поверхностях южной Норвегии (Hågvar, 2012). Этот вид предпочитает открытые пространства и считается одним из наиболее ксерорезистентных представителей Symphypleona (Bretfeld, 1999, p. 226). Вероятно, он не просто устойчив к сухости, а обладает высокой толерантностью к широкому спектру абиотических факторов, что вместе с высокой подвижностью обеспечивает ему преимущества при освоении новых территорий, включая зоны открытого грунта у подножий ледников.

Перигляциальные группировки южной Европы, как правило, богаче, но особого сходства ни с северо-европейскими, ни с кавказскими приледниковыми комплексами обычно не прослежива-

ется. В целом, они также формируются из местных гигрофильных форм с примесью атмобиотических видов из родов *Orchesella*, *Entomobrya*, *Heterosminthurus*, *Bourletiella* и *Sminthurinus* (Hågvar et al., 2020). Общность списков на видовом уровне наблюдается лишь в присутствии тех или иных космополитных видов, которые в реальности могут быть комплексом криптических форм. Имеется и весьма показательное исключение — *Desoria calderonis*, обнаруженный в каменистых отложениях на леднике в Апеннинах (Италия) на высоте 2650–2700 м над ур. м. (Valle et al., 2021), и *D. sp. aff. duodecimoculata* (Северный Кавказ) — два близкородственных вида, населяющих аналогичные перигляциальные местообитания Центральной и Восточной Европы.

Среди “ключевых” видов открытых перигляциальных ландшафтов как в южной, так и в северной Европе отмечались виды отряда Symphypleona, преимущественно из семейства Bourletiellidae. Некоторые из этих видов регистрировались даже непосредственно на льду. Появление Symphypleona уже в первые годы с момента обнажения поверхности было показано для ледников Шпицбергена, Норвегии, Австрийских и Итальянских Альп (Hågvar et al., 2020). Напротив, первые Symphypleona в Цейском ущелье появляются сравнительно поздно — лишь на 14-летней поверхности (IV участок). Отсутствие слитнобрюхих ногохвосток в Цейском ущелье на более ранних стадиях может быть связано с региональной спецификой фауны. Так, в материалах, собранных нами у подножия другого ледника Северного Кавказа (Безенги, Кабардино-Балкария) в аналогичный Цейским сборам календарный период, было зафиксировано присутствие представителей семейства Bourletiellidae на самых первых сукцессионных стадиях, представленных голым грунтом (неопубликованные данные).

К особенностям сукцессии коллембол в Цейском ущелье можно добавить относительно раннее появление видов семейства Tullbergiidae (7 лет с момента обнажения поверхности). Густой войниковый покров и хорошая дренированность песчаного грунта на этой стадии, очевидно, способствуют накоплению достаточного количества органического материала, необходимого для жизни эуэдафических форм и, тем самым, могут обуславливать раннее их появление. Для сравнения, на перигляциальных участках в Австрии Tullbergiidae появились лишь спустя 30–50 лет (Kaufmann et al., 2002), а на ледниках Норвегии спустя 56 лет — в последнем случае при органическом слое всего в 1.8 мм (Hågvar, 2010). Многим видам рода *Mesaphorura* свойственна толерантность ко многим факторам среды, включая такой лимитирующий для многих коллембол фактор, как влажность. А высокая продуктивность большинства представителей рода, вероятно, позволяет получить пре-

имуущество при заселении территорий не только вокруг ледников, но и в целом любых открытых пионерных ландшафтов. Так, эта группа была отмечена среди пионеров при заселении отвалов горной промышленности в самых разных регионах (Dunger, 1968; Dunger et al., 2004; Бабенко, 1984; Стебаева, Андриевский, 1987).

Заселение освободившихся ото льда поверхностей Цейской долины коллемболами происходит весьма стремительно. Не менее резки и наблюдаемые смены их группировок. Об этом свидетельствует резкое увеличение разнообразия и плотности населения на 14-летнем участке. На этой стадии по видовому богатству группировки уже вполне сопоставимы с группировками, типичными для лесов Русской равнины (Кузнецова и др., 2019) и для хвойных лесов Тебердинского заповедника (Добролюбова, 1987). Этот участок со сложной кустарниковой растительностью и богатым разнотравьем является промежуточной сукцессионной стадией со свойственным ей экотонным эффектом, возникающим при переходе от одного типа сообщества к другому. Вероятно, именно этим объясняется повышенное богатство на этом участке не только коллембол, но и многих других групп беспозвоночных (Макарова и др., 2023; Бабенко, Пономарев, 2023).

Количественных данных по коллемболам Северного Кавказа, по которым можно было бы оценить, насколько фауна и население наиболее старых из обследованных сообществ близки к типичным для лесного пояса региона, к сожалению, совсем немного. Наиболее детальное экологическое исследование было проведено в лесах Тебердинского заповедника (Добролюбова, 1987), включая разные сосняки (Добролюбова, 1988, 1995). По уровню видового разнообразия и общей плотности населения ногохвосток наиболее старые из обследованных лесов (участки IX–X) вполне сравнимы с сосняками Тебердинского заповедника. Имеется и целый ряд пересечений на видовом уровне, но общий уровень видового сходства оценить, к сожалению, сложно, что во многом объясняется произошедшими за последние годы коренными изменениями в систематике группы.

На текущий момент для территории Республики Северная Осетия-Алания существует ряд работ, имеющих преимущественно фаунистический и таксономический характер (Кучиев, 1982, 1984, 1985, 2006; Бабенко, 1987; Потапов, Стебаева, 1990; Кременица, 2002). Среди них работы Кучиева были проведены непосредственно в Цейском ущелье, но охватывали область альпийских и субальпийских поясов. На основе этих данных и собственного материала впоследствии был выпущен дополненный каталог коллембол, известных для Северной Осетии (Antipova, Babenko, 2022). Имеется также недавняя работа Кузнецо-

вой с соавторами (2019), в которой на основе интенсивных количественных сборов был проведен сравнительный анализ структуры видового разнообразия коллембол зрелых сосновых лесов Кавказа и Русской равнины. При этом часть материала была собрана в сосняке, расположенном на высоте 1676 м над ур. м. всего в 5 км вниз по долине от наших модельных участков. Суммарно для двух районов Кавказа (четыре разных сосняка) авторами было выявлено 79 видов коллембол, а локальное видовое богатство варьировало от 36 до 46 видов. В наиболее зрелых сосняках Цейского ущелья, обследованных нами (участки VIII–X), было обнаружено от 27 до 36 видов (всего 48), что сравнимо, хотя и уступает уровню разнообразия, отмеченному в регионе Кузнецовой с соавторами (2019). При этом плотность населения в лесных сообществах на обследованном нами профиле была несколько выше ($385.2\text{--}547.2$ vs $181.8\text{--}345.8^1$ экз./дм²). Состав ценотических фаун на уровне массовых видов достаточно сходен во всех сравниваемых сосновых лесах Кавказа (табл. 5), но это сходство в первую очередь связано с доминированием таких обычных для восточно-европейских лесов видов, как *Isotomiella minor*, *Parisotoma notabilis*, *Lepidocyrtus* cf. *lignorum* и некоторых других. Сравнение полных видовых списков, напротив, свидетельствует о достаточно изолированном положении обследованных перигляциальных лесных группировок, причем не только в фаунистическом плане, но и на уровне населения (рис. 9). Конечно, эти различия, по крайней мере частично, могут быть связаны с разницей в высотном положении сравниваемых сообществ, как было показано для разновысотных сосняков Теберды (Добролюбова, 1995). Кроме того, группировки ногохвосток, как правило, весьма чувствительны к локальным условиям и сезонности учетов (Ponge et al., 1993; Сараева и др., 2015 и др.). Поэтому однозначно утверждать, что все эти особенности связаны лишь с относительной “молодостью” даже наиболее старых из обследованных лесных сообществ, конечно нельзя. Но нельзя и исключить определенную вероятность такой связи.

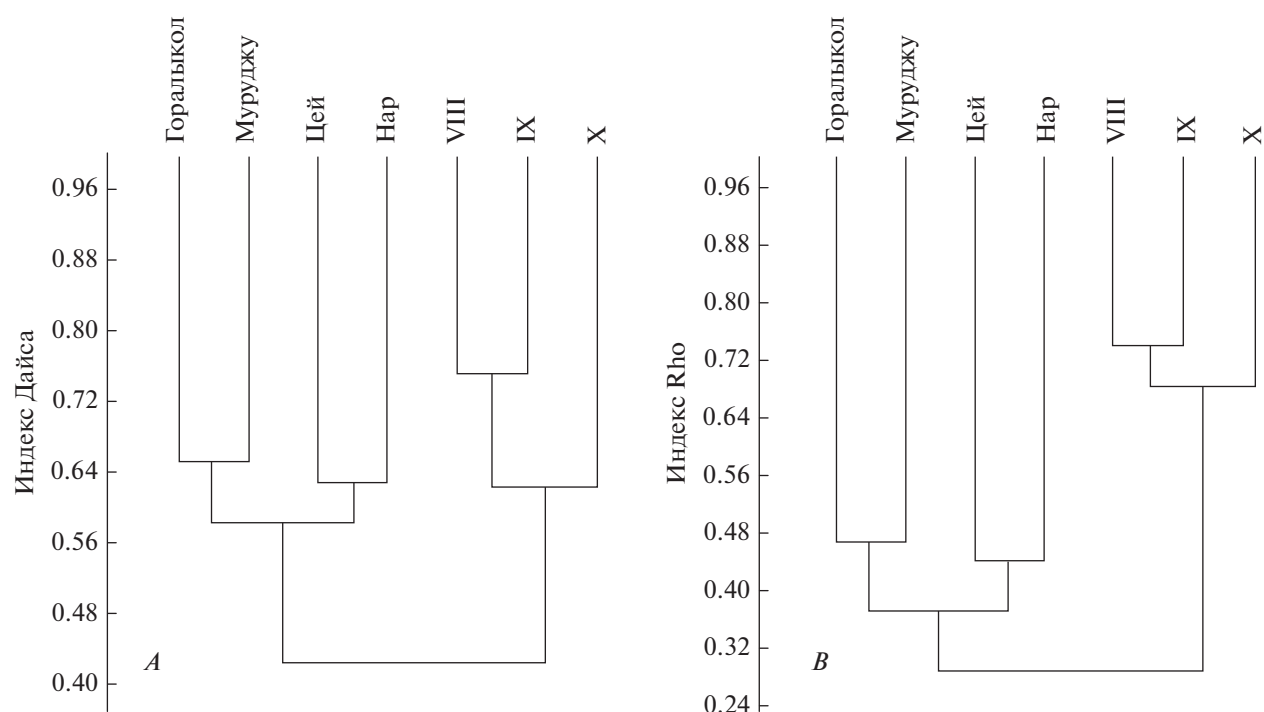
Резюмируя, можно утверждать, что перигляциальные комплексы коллембол демонстрируют высокую специфичность не только на региональном, но и на локальном уровнях. Заселение оголенных поверхностей начинается сразу после отступления ледника. При этом группировки коллембол самых первых этапов постгляциальной сукцессии, до появления развитой растительности, численно бедны, но весьма специфичны. Дальнейшие смены населения коллембол происходят довольно быстро, и в течение первых 7 лет их группировки могут неоднократно ме-

¹ Рассчитано на основе данных, приведенных в цитируемой работе.

Таблица 5. Массовые виды (доминанты и субдоминанты) ногохвосток сосновых лесов двух районов Северного Кавказа

Вид	Тебердинский заповедник		Северо-Осетинский заповедник				
	Горалыкол*	Муруджу*	Цей*	Нар*	участок VII	участок IX	участок X
<i>Ceratophysella</i> sp.	1.7	0.1	12.3	0.8	13.0	12.9	23.4
<i>Folsomia ksenemani</i>	2.4	22.7	16.2	0.7	—	4.4	0.1
<i>F. manolachei</i>	4.8	8.7	—	—	—	—	—
<i>F. quadrioculata</i>	—	—	6.7	—	—	—	—
<i>Isotomiella minor</i>	14.0	10.2	12.9	9.3	34.8	32.9	19.4
<i>Lepidocyrtus</i> cf. <i>lignorum</i>	10.6	9.0	4.3	19.0	—	—	0.1
<i>Megalothorax</i> sp.	23.5	—	9.8	4.8	0.1	3.0	6.4
<i>Mesaphorura hylophila</i>	0.8	4.4	0.2	0.2	0.2	—	—
<i>M. tenuisensillata</i>	0.2	0.1	2.0	0.3	18.8	2.5	1.5
<i>Oligaphorura absoloni</i>	0.4	0.2	1.2	0.8	1.9	1.4	8.6
<i>Parisotoma notabilis</i>	10.4	18.5	11.2	16.8	13.0	20.5	24.9
<i>Protaphorura sakatoi</i>	0.1	—	6.4	1.4	—	0.3	—
<i>Pygmarrhopalites secundarius</i>	0.9	0.2	—	13.4	—	—	—
<i>Tomocerina minuta</i>	2.1	6.1	0.1	3.5	—	—	—
<i>Tomocerus vulgaris</i>	12.1	0.4	2.1	2.3	0.2	0.3	0.7
<i>Vertagopus</i> sp.	—	—	—	5.1	3.3	2.3	2.6
<i>Willemia anophthalma</i>	0.5	0.5	0.2	0.2	10.1	3.3	6.1

Примечания. * по: Кузнецова и др., 2019. Доминанты и субдоминанты отдельных сообществ выделены жирным шрифтом.


Рис. 9. Кластерный анализ фаунистического (А) и ценотического (В) сходств группировок коллембол сосновых лесов нескольких районов Северного Кавказа и обследованных перигляциальных участков Цейского ущелья (VIII–X), по индексу Дайса (Dice) и по индексу Rho соответственно.

няться. На промежуточных этапах сукцессии, представленных травянисто-кустарниковым ценозом, возможно проявление экотонного эффекта, выражающегося в резком повышении видового разнообразия и в пике численности. Несмотря на присутствие и доминирование видов с широким распространением, группировки коллембол даже самых поздних лесных стадий обладают весьма значительным своеобразием, отличающим их от других лесных сообществ данного региона.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны И.С. Бушуевой (Институт географии РАН, Москва) за создание подробной карты перигляциальных зоны разного возраста Цейского ледника, а также руководству Северо-Осетинского государственного заповедника, О.И. Дзалаеву и К.П. Попову, и егерям заповедника за предоставленную возможность провести наше исследование и неоценимую помощь в организации полевых работ. За содействие в сборе материалов благодарим Н.А. Воронцову, О.Л. Макарову и Д.М. Палатова. Особую признательность выражаем М.Б. Потапову за консультации при уточнении определений ряда видов и С.И. Головачу за редактирование английской версии резюме. Также мы признательны Н.А. Кузнецовой за ценные советы при работе над рукописью и редколлегии журнала за внимание, уделенное нашей статье.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (РНФ), грант № 22-24-00162 “По пятам отступающих ледников Кавказа: первичные сукцессии сообществ членистоногих”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабенко А.Б., 1984. Формирование населения почвообитающих микроартропод на отвалах горной промышленности. Дис. ... канд. биол. наук. Москва: ИЭМЭЖ РАН имени А.Н. Северцова. 181 с.
- Бабенко А.Б., 1987. Новые виды коллембол рода *Tuphogastrura* (Collembola, Hypogastruridae) из пещер Советского Союза // Зоологический журнал. Т. 66. № 3. С. 463–472.
- Бабенко А.Б., Пономарев А.В., 2023. Пауки (Aranei) перигляциальных ландшафтов Цейского ущелья (Кавказ, Северная Осетия-Алания) // Зоологический журнал. Т. 102. № 3. С. 251–265.
- Бушуева И.С., Соломина О.Н., 2012. Колебания ледника Кашкаташ в XVII–XXI вв. по картографическим, дендрохронологическим и лихенометрическим данным // Лед и Снег. Т. 118. № 2. С. 121–130.
- Бушуева И.С., 2013. Колебания ледников на Центральном и Западном Кавказе по картографическим, историческим и биоиндикационным данным за последние 200 лет. Дис. ... канд. биол. наук. Москва: Институт географии РАН. 169 с.
- Бушуева И.С., Соломина О.Н., Жомелли В., 2015. История ледника Алибек по данным дистанционного зондирования, биоиндикации, ^{14}C и ^{10}Be датирования // Лед и Снег. Т. 55. № 3. С. 97–106.
- Добролюбова Т.В., 1987. Структура и динамика населения коллембол горных лесных почв Северо-Западного Кавказа. Дис. ... канд. биол. наук. Москва: МПГИ имени В.И. Ленина. 268 с.
- Добролюбова Т.В., 1988. Особенности населения коллембол горных сосновых лесов Теберды // Экология микроартропод лесных почв. Отв. ред. Н.М. Чернова. Москва: Наука. С. 60–65.
- Добролюбова Т.В., 1995. Особенности населения коллембол (Apterygota; Collembola) горных сосновых лесов, расположенных на разной высоте над уровнем моря // Экология. № 2. С. 161–163.
- Кременица А.М., 2002. Микроартроподы пастбища равнинной части Северной Осетии // Проблемы почвенной зоологии. Отв. ред. Б.Р. Стриганова. Москва: Товарищество научных изданий КМК. С. 215–216.
- Кузнецова Н.А., 2007. Многолетняя динамика популяций коллембол в лесной и производной экосистемах // Зоологический журнал. Т. 86. № 1. С. 30–43.
- Кузнецова Н.А., Бокова А.И., Сараяева А.К., Швеевкова Ю.Б., 2019. Структура видового разнообразия почвенных ногохвосток (Hexapoda, Collembola) сосновых лесов Кавказа и русской равнины: мультимасштабный подход // Зоологический журнал. Т. 98. № 2. С. 149–162.
- Кучиев И.Т., 1982. Коллемболы высокогорных почв Северной Осетии // Антропогенное воздействие на фауну почв. Москва: МПГИ имени В.И. Ленина. С. 43–45.
- Кучиев И.Т., 1984. Коллемболы высокогорий Северо-Осетинского заповедника // Фауна и экология ногохвосток. Отв. ред. М.С. Гиляров, Н.М. Чернова. Москва: Наука. С. 99–100.
- Кучиев И.Т., 1985. Коллемболы высокогорных лугов Северной Осетии // 9 Международный colloquium по почвенной зоологии: Тез. докл. Вильнюс. С. 356.
- Кучиев И.Т., 2006. Аннотированный список коллембол Северо-Осетинского заповедника // Труды Северо-Осетинского государственного природного заповедника. Владикавказ: Перо & кисть. Вып. 1. С. 138–141.
- Макарова О.Л., Бабенко А.Б., Палатов Д.М., 2023. Сукцессии сообществ членистоногих при отступании ледников центрального Кавказа. Первые результаты // Экологическая безопасность и сохранение генетических ресурсов растений и животных. Материалы XIV Всероссийской научной конференции с международным участием (13–18 мая 2023 г.). Т. 1. Владикавказ: Северо-Осетинский государственный университет имени К.Л. Хетагурова. С. 151–157.
- Потапов М.Б., Стебаева С.К., 1990. Виды рода *Anurophorus* Nicolet, 1842 (Collembola: Isotomidae, Anurophorinae) фауны СССР // Таксономия насекомых и гельминтов. Новосибирск. С. 15–48.

- Сараева А.К., Потапов М.Б., Кузнецова Н.А., 2015. Разномасштабное распределение коллембол (Collembola) в однородном напочвенном покрове: сфагновый мох // Зоологический журнал. Т. 94. № 5. С. 517–537.
- Стебаева С.К., 1970. Жизненные формы ногохвосток (Collembola) // Зоологический журнал. Т. 49. № 2. С. 1437–1455.
- Стебаева С.К., Андриевский В.С., 1987. Ногохвостки (Collembola) и панцирные клещи (Oribatei) на бурогольных отвалах Сибири // Зоологический журнал. Т. 76. № 9. С. 1004–1015.
- Antipova M.D., Babenko A.B., 2022. An annotated checklist of the springtails (Hexapoda: Collembola) recorded from the foothill and mountain parts of the Republic of North Ossetia–Alania, North Caucasus, Russia // Russian Entomological Journal. V. 31. № 4. P. 331–345.
- Bretfeld G., 1999. Synopses on Palaearctic Collembola. V. 2. Symphypleona // Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums, Görlitz. Bd. 71. Hf. 1. 318 S.
- Dunger W., 1968. Die Entwicklung der Bodenfauna auf rekultivierten Kippen und Halden des Braunkohlentagebaues. Ein Beitrag zur Standortdiagnose // Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums, Görlitz. Bd. 43. Hf. 1. 256 p.
- Dunger W., Schulz H.J., Zimdars B., Hohberg K., 2004. Changes in collembolan species composition in Eastern German mine sites over fifty years of primary succession // Pedobiologia. V. 48. P. 503–517.
- Ficetola G.F., Marta S., Guerrieri A., Gobbi M., Ambrosini R., et al., 2021. Dynamics of Ecological Communities Following Current Retreat of Glaciers // Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics. V. 52. P. 405–426.
- Fjellberg A., 1989. Redescription of *Manckeziella psocoides* Hammer, 1953 and discussion of its systematic position (Collembola, Mackenziellidae). In: R. Dallai (Ed.) 3rd International Seminar on Apterygota. Siena. P. 93–105.
- Flø D., Hågvar S., 2013. Aerial dispersal of invertebrates and mosses close to a receding Alpine glacier in Southern Norway // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. V. 45. P. 481–490.
- Hågvar S., 2012. Primary succession in glacier forelands: How small animals conquer new land around melting glaciers // International Perspectives on Global Environmental Change. Young S.S., Silvern S.E. (Eds). Intech Open Access Publisher. UK: London. P. 151–172.
- Hågvar S., 2010. Primary Succession of Springtails (Collembola) in a Norwegian Glacier Foreland // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. V. 42. P. 422–429.
- Hågvar S., Gobbi M., 2022. The role of arthropods in early colonization near melting glaciers: Contradictions between ecological assumptions and recent study results // Acta Oecologica. V. 114. № 103820. P. 1–5.
- Hågvar S., Gobbi M., Kaufmann R., Ingimarsdóttir M., Caccianiga M. et al., 2020. Ecosystem Birth near Melting Glaciers: A Review on the Pioneer Role of Ground-Dwelling Arthropods // Insects. V. 11. № 644. P. 1–34.
- Hågvar S., Solhøy T., Mong C.E., 2009. Primary Succession of Soil Mites (Acari) in a Norwegian Glacier Foreland, with Emphasis on Oribatid Species // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. V. 41. P. 219–227.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Paul D.R., 2001. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. V. 4. № 1. P. 1–9.
- Hawes T.C., 2008. Aeolian fallout on recently deglaciated terrain in the high Arctic // Polar Biology. V. 31. P. 295–301.
- Hawes T.C., Worland M.R., Convey P., Bale J.S., 2007. Aerial dispersal of springtails on the Antarctic Peninsula: implications for local distribution and demography // Antarctic Science. V. 19. P. 3–10.
- Hock R., Bliss A., Marzeion B., Giesen R.H., Hirabayashi Y., et al., 2019. GlacierMIP – A model intercomparison of global-scale glacier mass-balance models and projections // Journal of Glaciology. V. 65. № 251. P. 453–467.
- Hodkinson I.D., Coulson S.J., Webb N.R., 2004. Invertebrate community assembly along proglacial chronosequences in the high Arctic // Journal of Animal Ecology. V. 73. P. 556–568.
- Hodkinson I.D., Webb N.R., Coulson S.J., 2002. Primary community assembly on land – the missing stages: why are the heterotrophic organisms always there first? // Journal of Ecology. V. 90. P. 569–577.
- Kaufmann R., 2001. Invertebrate succession on an alpine glacier foreland // Ecology. V. 82. № 8. P. 2261–2278.
- Kaufmann R., Fuchs M., Gosterxeier N., 2002. The Soil Fauna of an Alpine Glacier Foreland: Colonization and Succession // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. V. 34. P. 242–250.
- König T., Kaufmann R., Scheu S., 2011. The formation of terrestrial food webs in glacier foreland: Evidence for the pivotal role of decomposer prey and intraguild predation // Pedobiologia. V. 54. P. 147–152.
- Lafooraki E.Y., Hajizadeh J., Antipova M., Kremenitsa A., Shayanmehr M., Potapov M., Hosseini R., 2020. *Vertagopus* (Collembola, Isotomidae) of Iran and Caucasus // Zootaxa. V. 4786. № 4.
- Matthews J.A., Vater A.E., 2015. Pioneer zone geo-ecological change: Observations from a chronosequence on the Storbreen glacier foreland, Jotunheimen, southern Norway // Catena. V. 135. P. 219–230.
- Pomorski R.J., 2000. *Mackenziella psocoides* Hammer, 1953 (Collembola, Mackenziellidae) w Polsce // Izegład zoologiczny. V. 3. № 4. P. 241–242.
- Potapov M.B., 2001. Synopses on Palaearctic Collembola. V. 3. Isotomidae // Abhandlungen und Berichte Naturkundemuseums, Görlitz. Bd. 73. Hf. 2. 603 S.
- Ponge J.F., Arpin P., Vannier G., 1993. Collembolan response to experimental perturbations of litter supply in a temperate forest ecosystem // European Journal of Soil Biology. V. 29. № 3–4. P. 141–153.
- Raso L., Sint D., Mayer R., Plangg S., Recheis T., et al., 2014. Intraguild predation in pioneer predator communities of alpine glacier forelands // Molecular Ecology. V. 23. P. 3744–3754.
- Roe G.H., Baker M.B., Herla F., 2017. Centennial glacier retreat as categorical evidence of regional climate change // Nature Geoscience. V. 10. P. 95–99.
- Rosero P., Crespo-Pérez V., Espinosa R., Andino P., Barragán Á., et al., 2021. Multi-taxa colonisation along the foreland

- of a vanishing equatorial glacier // *Ecography*. V. 44. P. 1010–1021.
- Seniczak A., Solhøy T., Seniczak S., 2006. Oribatid mites (Acari: Oribatida) in the glacier foreland at Hardangerjøkulen (Norway) // *Biological letters*. V. 43. № 2. P. 231–235.
- Skubała P., Gulvik M., 2005. Pioneer oribatid mite communities (Acari, Oribatida) in newly exposed natural (glacier foreland) and anthropogenic (post-industrial dump) habitats // *Polish journal of ecology*. V. 53. № 3. P. 395–407.
- Sint D., Kaufmann R., Mayer R., Traugott M., 2019. Resolving the predator first paradox: Arthropod predator food webs in pioneer sites of glacier forelands // *Molecular Ecology*. V. 28. P. 336–347.
- Solomina O.N., Alexandrovskiy A.L., Zazovskaya E.P., Konstantinov E.A., Shishkov V.A., et al., 2022. Late-Holocene advances of the Greater Azau Glacier (Elbrus area, Northern Caucasus) revealed by ¹⁴C dating of paleosols // *The Holocene*. V. 32. № 5. P. 468–481.
- Tielidze L.G., Nosenko G.A., Khromova T.E., Paul F., 2022. Strong acceleration of glacier area loss in the Greater Caucasus between 2000 and 2020 // *The Cryosphere*. V. 16. P. 489–504.
- Valle B., Cucini C., Nardi F., Caccianiga M., Gobbi M., et al., 2021. *Desoria calderonis* sp. nov., a new species of alpine cryophilic springtail (Collembola: Isotomidae) from the Apennines (Italy), with phylogenetic and ecological considerations // *European Journal of Taxonomy*. V. 787. P. 32–52.
- Valle B., di Musciano M., Gobbi M., Bonelli M., Colonnelli E., et al., 2022. Biodiversity and ecology of plants and arthropods on the last preserved glacier of the Apennines mountain chain (Italy) // *The Holocene*. V. 32. P. 853–865.
- Zemp M., Huss M., Thibert E., Eckert N., McNabb R., et al., 2019. Global glacier mass changes and their contributions to sea-level rise from 1961 to 2016 // *Nature*. V. 568. P. 382–386.

THE FORMATION OF SPRINGTAIL ASSEMBLAGES (HEXAPODA, COLLEMBOLA) ALONG A RETREATING TSEY GLACIER, NORTH OSSETIA – ALANIA

M. D. Antipova^{1, *}, A. B. Babenko^{1, **}

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

*e-mail: antimar.2410@gmail.com

**e-mail: lsdc@mail.ru

Successional changes in springtail communities were studied along a retreating Tsey Glacier at 2336 to 2071 m a.s.l. Springtails were collected from 10 sites of different ages ranging from 1 to 170 years. The sites covered the main stages of surface overgrowth, from a bare ground through a grassy-shrub stage to mixed and then mature pine forests. Springtails appeared already during the first year after the glacier's retreat and were represented by a species of the genus *Desoria*, a peculiar inhabitant of bare rocky-sandy soils. During the first 7–14 years of succession, rapid changes in population and species composition repeatedly occurred. Both abundance and species diversity of springtails sharply increased at the grassy-shrub stage (14 years) and reached their maximum at later ones. Starting with this intermediate stage, springtail assemblages were primarily composed of widespread generalists belonging to euedaphic and hemiedaphic life forms. Beginning from this point, the pace of succession gradually slowed down. Approximately 100 years since, springtail communities reached a level of diversity similar to that found in mature mountain forest communities in the region. However, their species composition and structure remained quite distinctive. A comparison with similar foreign studies showed the composition of periglacial springtail communities to exhibit high-level regional specificity.

Keywords: springtails, primary succession, pioneer species, glacier forelands, Caucasus