На правах рукописи

НЕФЕДЬЕВ Павел Сергеевич

ДВУПАРНОНОГИЕ МНОГОНОЖКИ (MYRIAPODA, DIPLOPODA) ЮГО-ВОСТОКА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ (ФАУНА, ЗООГЕОГРАФИЯ, ЭКОЛОГИЯ)

03.00.08 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Томск – 2005

Работа выполнена на кафедре защиты растений Томского государственного университета и на кафедре экологии и БЖД Томского сельскохозяйственного института (филиал Новосибирского государственного аграрного университета)

Научный руководитель:
доктор биологических наук, профессор А.С. Бабенко

Официальные оппоненты:
доктор биологических наук, профессор В.Н. Долгин
кандидат биологических наук С.А. Кривец

Ведущая организация: Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток

Защита состоится «30» _июня_ 2005 г. в ___часов на заседании диссертационного совета Д 212.267.09 Томского государственного университета (634050, г. Томск, пр. Ленина, 36)

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке Томского государственного университета

Автореферат разослан «30» _мая_ 2005 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
доктор биологических наук С.П. Кулижский

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Проблема сохранения биологического разнообразия приобрела в последние годы большую актуальность в связи с постоянно возрастающим воздействием человека на природные сообщества. Особенно остро она стоит в регионах, отличающихся слабой его изученностью и подверженных значительной антропогенной нагрузке, что характерно для Западной Сибири. В связи с этим большое значение имеют региональные эколого-фаунистические исследования, посвященные отдельным группам, играющим заметную роль в функционировании экосистем. Среди почвенных беспозвоночных одной из таких групп являются двупарноногие многоножки. Их роль в первичном разложении растительного опада, процессах почвообразования и круговороте веществ в природе чрезвычайно велика (Ганин, 1989, 1997; Гиляров, 1957; Гиляров, Стриганова, 1978; Стриганова, 1969, 1974).

Двупарноногие многоножки (Diplopoda) представляют собой один из самых крупных классов наземных членистоногих. Мировая фауна насчитывает более 10 000 видов из более чем 2 200 родов, около 170 семейств и 15-16 отрядов (Mikhaljova, 1998a). Считается, что к настоящему моменту описано только 10-15 % видов двупарноногих многоножек, тогда как прогнозируемый объем класса составит около 80 000 видов и подвидов (Golovatch, 1997).

Многие двупарноногие многоножки могут выступать в качестве индикаторов в определении типов почв (Гиляров, 1956, 1963, 1965; Гиляров, Арнольди, 1957). Благодаря своей способности аккумулировать кальций в покровах, двупарноногие многоножки оказываются хорошими биоиндикаторами на загрязнение почвы тяжелыми металлами (Бабенко, 1989; Ганин, 1995, 1997; Гиляров, Криволуцкий, 1971; Криволуцкий и др., 1987; Maksimova, 2002, 2003). Некоторые виды диплопод являются вредителями овощных и других пропашных культур, обычно повреждая растения в периоды с экстремальными погодными условиями (Тишлер, 1971).

Несмотря на то, что в последние годы повысился интерес к изучению двупарноногих многоножек Северной Евразии, Западная Сибирь в этом отношении все еще остается слабо изученной.

Цель и задачи исследования. Целью настоящей работы явилось изучение фауны двупарноногих многоножек юго-востока Западной Сибири, их экологических особенностей и распространения. В соответствии с целью были поставлены следующие задачи:

1. Выявить видовой состав двупарноногих многоножек, проанализировать особенности их географического распространения на юго-востоке Западной Сибири.
2. Провести зоогеографический анализ фауны двупарноногих многоножек юго-востока Западной Сибири и выделить зоогеографические группы.
3. Установить закономерности биотопического распределения западносибирских диплопод.

4. Проанализировать сезонную изменчивость некоторых экологических особенностей двупарноногих многоножек: структуры населения, половозрастной структуры популяций и динамики численности.

5. Изучить вертикальное распределение западносибирских диплопод по почвенному профилю и их локомоторную активность.

Научная новизна. Для юго-востока Западной Сибири установлено обитание 26 видов и подвидов двупарноногих многоножек, из которых нами впервые указывается 1 род и 1 вид для азиатской части России, 2 семейства, 2 рода и 2 вида для Сибири и для 10 видов уточнены области распространения. Впервые: - выполнен зоогеографический анализ диплоподофауны юго-востока Западной Сибири с выделением зоогеографических групп; - установлены закономерности биотопической приуроченности западносибирских диплопод; - детально изучен ряд аспектов популяционной экологии двупарноногих многоножек района исследований; - выявлено распределение западносибирских диплопод по почвенному профилю, а также особенности их локомоторной активности.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. В формировании фауны двупарноногих многоножек юго-востока Западной Сибири ведущую роль играют азиатские элементы, и в целом она имеет алтайско-сибирский облик.

2. Диплоподофауна различных местообитаний в пределах одного района оказывается более сходной, чем в однотипных биотопах, географически удаленных друг от друга. Климатические факторы оказывают первостепенное влияние на распределение двупарноногих многоножек, а характер растительности играет второстепенную роль.

3. Половозрастная структура популяций западносибирских двупарноногих многоножек характеризуется сезонными изменениями и общностью особенностей, проявляющихся на уровне разных отрядов. В половой структуре популяций представителей отрядов многосвязов и нитеносцев доля самок значительно выше доли самцов или самцы вообще не встречаются.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные данные вносят вклад в познание биоразнообразия двупарноногих многоножек России и могут быть использованы при проведении его инвентаризации. Результаты работы могут представлять интерес в решении вопросов фауногенеза и зоогеографии, а также экологии беспозвоночных животных и защиты культурных растений. Материалы исследования могут быть использованы при проведении экологических экспертиз и мониторинга состояния окружающей среды при оценке антропогенного воздействия на нее. Полученные данные используются в курсе «Зоология беспозвоночных» в Томском сельскохозяйственном институте (филиал Новосибирского государственного аграрного университета).

Апробация работы. Основные материалы диссертации были представлены и доложены на VII Международной конференции «Ландшафты Западной Сибири: Проблемы исследования, экология и рациональное использование» (Бийск, 2001); на IX Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов» (Москва, 2002); на XL

Международной научной студенческой конференции «Студент и научно-технический прогресс» (Новосибирск, 2002); на 6-ой Пущинской школе-конференции молодых ученых (Пущино, 2002), на XII Международном конгрессе по мириаподологии (ЮАР, Мтунзини, 2002), на Коллоквиуме «Myriapods in Europe - Habitats and Biodiversity» (Германия, Герлиц, 2004) и на IV (XIV) Всероссийском совещании по почвенной зоологии (Тюмень, 2005).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 7 работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, библиографии, 2 приложений и содержит 175 страниц машинописного текста, 13 таблиц и 49 рисунков. Список использованной литературы содержит 147 наименования, из них 41 – на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность своему научному руководителю А.С. Бабенко за помощь и доброжелательное отношение во время выполнения работы. Особенно хочется поблагодарить Е.В. Михалёву за многолетнюю консультационную помощь. Автор сердечно благодарит Ю.С. Нефедьеву, А.В. Удалого, А.Л. Эбеля, А.А. Зверева, Т.К. Блинову, И.Ю. Бордовицыну, Е.Н. Варушкину, И.В. Мартыненко, А.Н. Чемериса, Р.В. Сенотрусова, Ю.А. Чикина, Ю.В. Крошко, Е.В. Мирошниченко (ТГУ), С.И. Головача (ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН), Е.В. Зайкову (СибБС), Н.Н. Пологову (ИМКЭС СО РАН), Д.В. Логунова (ИСиЭЖ СО РАН), Д.А. Ефимова (КемГУ) и многих др.

Работа была поддержана грантами ФЦП «Интеграция» по направлению 1.5 и 2.8.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Исторический обзор эколого-фаунистических исследований двупарноногих многоножек Западной Сибири

В главе рассматривается история изучения двупарноногих многоножек Сибири с 50-х годов XIX в. с учетом хронологии, начиная с работ Г. Герстфельдта, А. Стуксберга, Э. Хаазе. К началу наших исследований для Западной Сибири достоверно было известно по литературным данным 17 видов двупарноногих многоножек и 4 вида имели неясное таксономическое положение (Mikhaljova, 1993, 1998a). Совсем недавно появилась работа монографического характера Е.В. Михалёвой (Mikhaljova, 2004) по диплоподам азиатской части России. Целенаправленных исследований экологических особенностей двупарноногих многоножек Западной Сибири до последнего времени не проводилось.

Глава 2. Материал и методики

Материалом для данной работы послужили собственные сборы двупарноногих многоножек, выполненные с 1998 по 2004 гг. в Томской и Кемеровской областях, Республике Хакасия, Алтайском и Красноярском краях,

Республике Алтай, Восточном Казахстане в основном в лесных и лесостепных ландшафтах; дополнительно привлечены сборы других исследователей (Рисунок 1).

Помимо этого, были изучены государственные коллекции диплопод Зоологического музея Института систематики и экологии животных СО РАН, Биолого-почвенного института ДВО РАН, типовой материал по 4 западносибирским видам, хранящийся в Музее естественной истории г. Стокгольма и в Зоологическом музее Московского государственного университета.

Полевые исследования имели преимущественно маршрутный характер. Стационарные наблюдения проведены в 5 отличных по природным условиям пунктах (ключевых участках) на территории Томского района Томской области в междуречье Оби и Томи: 1) кедровник мелкотравный (около с. Зоркальцево); 2) осинник орляковый (около пос. Кисловка); 3) кедрово-березово-осиновый лес (около пос. Девятово); 4) березняк крапивный (около с. Тимирязевское); 5) экотон березняка крапивного и сосняка осочкового (около с. Тимирязевское).

Сбор материала проводился двумя основными методиками: почвенными раскопками и почвенными ловушками (Гиляров, 1975, 1987).

При проведении стационарных экологических исследований фауны двупарноногих многоножек ключевых участков размер проб почвенных раскопок составлял 50 × 50 см. В каждом участке пробы брали 4 раза за летне-осенний сезон по 8 проб за раз. В качестве почвенных ловушек выступали пластиковые стаканы объемом 200 мл, заполненные на 1/4 тосолом. Почвенные ловушки экспонировались в линию по 10 штук на каждом ключевом участке с интервалом 1-1,5 метра друг от друга. Срок экспозиции составлял 10-15 дней в зависимости от погодных условий. Всего отобрано 293 почвенные пробы, отработано 5690 ловушко-суток, собрано 5277 экземпляров диплопод.

Определение систематической принадлежности диплопод осуществлялось с использованием работ разных авторов (Гуличка, 1963, 1972; Локшина, 1969; Enghoff, 1985; Mikhaljova, 1993, 1998а, 1998б, 2000, 2002; Mikhaljova, Golovatch, 2001; Shear, 1988, 1990). При обработке и определении собранного материала изготавливались временные и постоянные препараты гоноподиев, II пары ног, гнатохилярия, антенн, вульв. В качестве эталона для подтверждения определения использовались детерминативные коллекции указанных выше академических институтов. Правильность видовых определений проверена канд. биол. наук Е.В. Михалёвой.

Видовое богатство и разнообразие определялось по индексам Маргалефа (D_{Mg}) и Шеннона (H'). Отношение наблюдаемого разнообразия к максимальному рассчитывалось по индексу выравненности Шеннона (E). Для вычисления показателя доминирования использовался индекс Бергера-Паркера (d) (Лебедева и др., 2004). Сходство фаунистического состава различных биотопов оценивалось с помощью кластерного анализа по расстоянию по коэффициенту сходства (различия) Жаккара, используя взвешенное среднеарифметическое связывание при помощи пакета программ Statistica 6.0.

Глава 3. Физико-географические условия района исследований

В главе дана краткая характеристика территории исследований, включающая описание основных геоморфологических особенностей (по: Западная Сибирь, 1963; Архипову и др., 1970), климата (по: Климат СССР, 1962 и др.), почв (по: Горшенину, 1957; Западная Сибирь, 1963; Уфимцевой, 1970 и др.) и растительности (по: Шумиловой, 1962; Растительный покров Западно-Сибирской равнины, 1985 и др.).

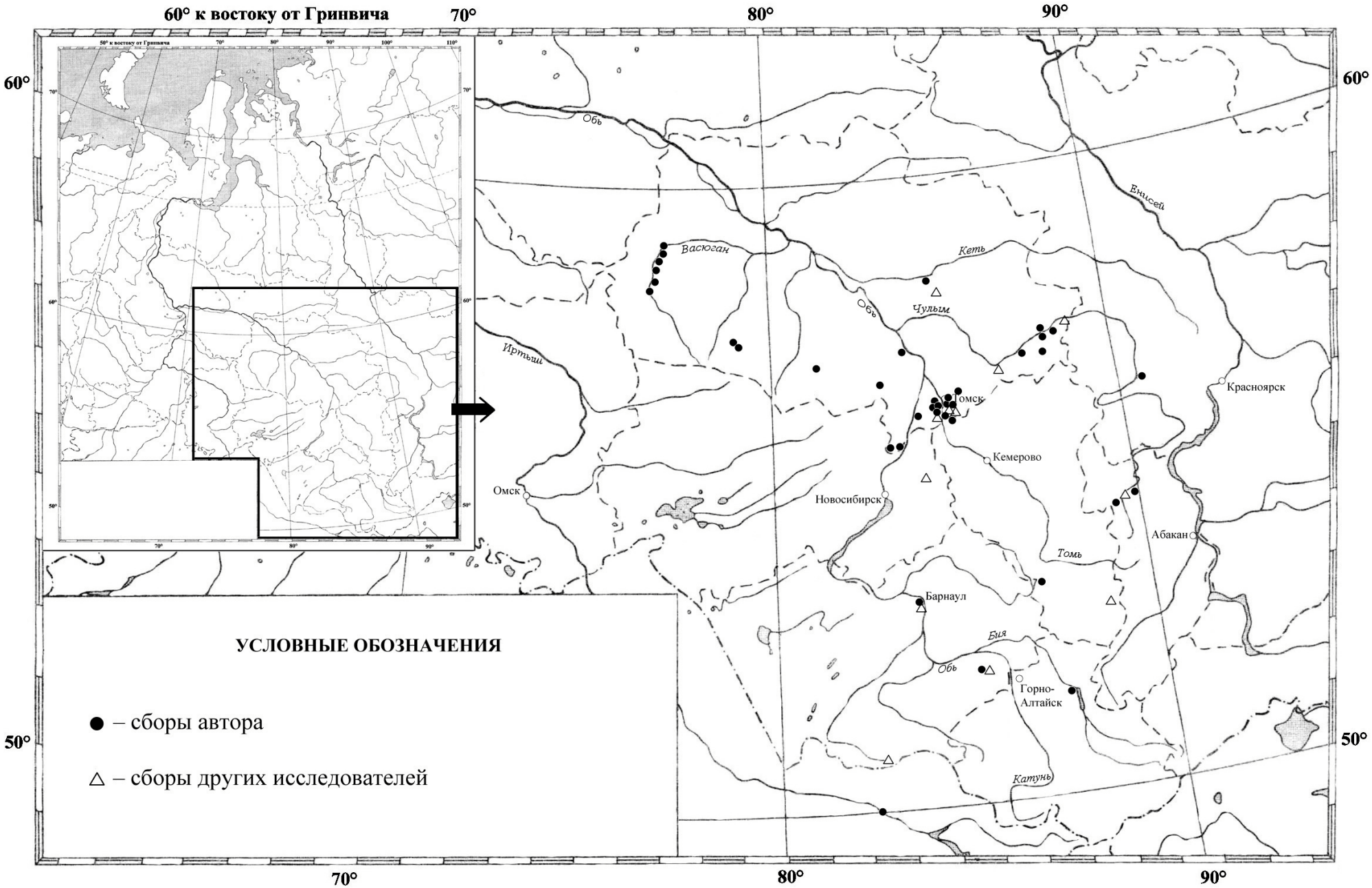


Рисунок 1 – Карта-схема района исследований

Глава 4. Таксономический состав и региональные особенности фауны двупарноногих многоножек юго-востока Западной Сибири

4.1. Аннотированный список диплопод юго-востока Западной Сибири

Согласно нашим данным и последней монографии Е.В. Михалёвой (Mikhaljova, 2004) в Западной Сибири отмечается обитание 26 видов и подвидов двупарноногих многоножек из 15 родов (*Ghilarovia*, *Altajosoma*, *Shearia*, *Altajella*, *Teleckophoron*, *Sibiriulus*, *Pacifiiulus*, *Orinisobates*, *Julus*, *Megaphyllum*, *Nopoiulus*, *Cylindroiulus*, *Schizoturanius*, *Oxidus*, *Polydesmus*), 8 семейств (Anthroleucosomatidae, Altajellidae, Diplomaragnidae, Julidae, Nemasomatidae, Blaniulidae, Paradoxosomatidae, Polydesmidae), 3 отрядов (Chordeumatida, Julida, Polydesmida).

В работе приводится аннотированный список видов по следующей схеме: название вида, синонимика, распространение, экология, коллекционные данные. В списке отмечены: * – таксоны, для которых уточнено распространение на территории Западной Сибири, ** – новые таксоны для фауны Сибири, *** – новые таксоны для фауны азиатской части России.

Класс Diplopoda
Подкласс Helminthomorpha Pocock
Отряд Julida Leach, 1814
Семейство Blaniulidae C. L. Koch, 1847 **
Род *Nopoiulus* Menge, 1851 **
1. *Nopoiulus kochii* (Gervais, 1847) **
Семейство Nemasomatidae Bollman, 1893
Род *Orinisobates* Lohmander, 1933 *
2. *Orinisobates sibiricus* (Gulička, 1963) *
Семейство Julidae Leach, 1814
Род *Julus* Linnaeus, 1758
3. *Julus ghilarovi ghilarovi* Gulička, 1963
4. *J. g. brachydactylus* Gulička, 1972
Род *Cylindroiulus* Verhoeff, 1894 *
5. *Cylindroiulus latestriatus* (Curtis, 1845) *
Род *Sibiriulus* Gulička, 1963
6. *Sibiriulus altaicus* Gulička, 1972
7. *S. multinicus* Mikhaljova, 2001 *
8. *S. profugus* (Stuxberg, 1876) *
Род *Megaphyllum* Verhoeff, 1894
9. *Megaphyllum* aff. *sjaelandicum* (Meinert, 1868)
Род *Pacifiiulus* Mikhaljova, 1982 *
10. *Pacifiiulus amurensis* (Gertsfeldt, 1859) *

Отряд Chordeumatida C. L. Koch, 1847
Семейство Diplomaragnidae Attems, 1907
Род *Altajosoma* Gulička, 1972
11. *Altajosoma bakurovi bakurovi* (Shear, 1990) *
12. *A. deplanatum* (Stuxberg, 1876) *
13. *A. katunicum* Mikhaljova, 2000
14. *A. kemerovo* (Shear, 1990) *
Род *Shearia* Mikhaljova, 2000
15. *Shearia calycina* Mikhaljova, 2000
16. *S. densecava* (Gulička, 1972)
17. *S. khakassica* Mikhaljova, 2000
18. *S. teletskaya* Mikhaljova, 2000
Семейство Anthroleucosomatidae Verhoeff, 1899
Род *Ghilarovia* Gulička, 1972
19. *Ghilarovia cylindrica* (Stuxberg, 1876) *
20. *G. kygae* Gulička, 1972
Семейство Altajellidae Mikhaljova & Golovatch, 2001
Род *Altajella* Gulička, 1972
21. *Altajella pallida* Gulička, 1972
Род *Teleckophoron* Gulička, 1972
22. *Teleckophoron montanum* Gulička, 1972
Отряд Polydesmida Leach, 1815
Семейство Paradoxosomatidae Daday, 1889 **
Род *Oxidus* Cook, 1911 **
23. *Oxidus gracilis* (C. L. Koch, 1847) **
Семейство Polydesmidae Leach, 1815
Род *Polydesmus* Latreille, 1802-03 ***
24. *Polydesmus denticulatus* C. L. Koch, 1847 ***
Род *Schizoturanius* Verhoeff, 1931 *
25. *Schizoturanius clavatipes* (Stuxberg, 1876) *
26. *S. tabescens* (Stuxberg, 1876) *

4.2. Региональные особенности фауны двупарноногих многоножек района исследований

Имеющиеся современные знания позволяют охарактеризовать фауну диплопод юго-востока Западной Сибири как достаточно уникальную. Влияние европейской фауны, а также восточнопалеарктических фауногенетических центров мало. Связи с фауной диплопод Европы ограничены Уральскими горами. Только один паневропейский кивсяк *Proteroiulus fuscus* Am Stein, 1857 обнаружен в Уральских горах в южной части п-ва Ямал, то есть на территории, пограничной с Западной Сибирью. Больше нет ни одного несинантропного сибирского вида, который обитал бы западнее Урала. Виды-суб- и

космополиты-синантропы (*Cylindroiulus latestriatus*, *Nopoiulus kochii*, *Oxidus gracilis* и *Polydesmus denticulatus*), завезены в Западную Сибирь человеком и не являются естественным элементом ее фауны. На родовом уровне связи западносибирской и европейской фаун демонстрируют только 4 рода: *Schizoturanius*, *Julus*, *Proteroiulus* и *Megaphyllum.* Связи с другими прилегающими территориями тоже ограничены.

Наиболее тесные связи на видовом уровне прослеживаются с Восточной Сибирью. Общими для территории Западной и Восточной Сибири являются 11 видов и подвидов: *Orinisobates sibiricus*, *Julus ghilarovi ghilarovi*, *Sibiriulus profugus*, *Pacifiiulus amurensis*, *Altajosoma bakurovi bakurovi*, *A. deplanatum*, *A. kemerovo*, *Shearia khakassica*, *Teleckophoron montanum*, *Schizoturanius clavatipes*, *S. tabescens*. Также наиболее высоки связи на родовом и на семейственном уровне. Связь с Восточной Сибирью обнаруживают 8 родов (*Orinisobates*, *Julus*, *Sibiriulus*, *Pacifiiulus*, *Altajosoma*, *Shearia*, *Teleckophoron* и *Schizoturanius*) и 5 семейств (Nemasomatidae, Julidae, Diplomaragnidae, Altajellidae и Polydesmidae).

В формировании систематической структуры фауны юго-востока Западной Сибири основное значение имеют 2 семейства: Diplomaragnidae и Julidae, в сумме составляющие 61,5 % фауны по числу видов и 46,7 % по числу родов.

Сравнительный анализ фаун между районами в составе юго-востока Западной Сибири и прилегающих гор Южной Сибири показал увеличение фаунистического богатства в границах района исследований с северо-запада на юго-восток. Из анализа исключены виды-синантропы, завезенные человеком.

В целом, изученная фауна характеризуется относительно низким таксономическим разнообразием и свойственными только ей семейственно-родовыми, семейственно-видовыми и родо-видовыми спектрами, что определяет специфику ее таксономической структуры среди других региональных фаун.

Глава 5. Зоогеографический анализ фауны диплопод юго-востока Западной Сибири

Основой для зоогеографического анализа фауны диплопод юго-востока Западной Сибири послужило обобщение сведений об их распространении, содержащихся в многочисленных публикациях отечественных и иностранных исследователей, а также личные сборы автора. Для классификации ареалов двупарноногих многоножек использована описательная номенклатура на основе общепринятой физико-географической топонимии (Городков, 1984) и зоогеографические деления в других группах беспозвоночных животных фауны Сибири (Золотаренко, 1970; Сергеев, 1986 и др.).

На основании современных знаний о распространении диплопод для фауны юго-востока Западной Сибири нами выделено 7 зоогеографических групп: восточнопалеарктическая (ВП), центральнопалеарктическая (ЦП),

западно-среднесибирская (ЗСС), среднесибирская (СС), алтае-саянская (АС), алтайская (А) и виды-вселенцы (ВВ) (Рисунок 2).

На субрегиональном уровне проявляются существенные различия в зоогеографической структуре фауны двупарноногих многоножек. На юго-востоке Западно-Сибирской равнины и в Горной Шории фауна диплопод представлена в основном аллохтонными элементами. Формирование фауны этих субрегионов осуществлялось путем горизонтальных и вертикальных миграций видов. Очень важную роль в осуществлении последних играет Кузнецкий Алатау, простирающийся меридионально и являющийся переходным мостом между горной тайгой юга Сибири и тайгой Западно-Сибирской равнины. Также существенное значение в продвижении на север южных видов имеет отепляющее действие Оби. Для Горного Алтая характерно большое количество автохтонных элементов алтайской и алтае-саянской фауны, в основном монтанных по происхождению.

В восточнопалеарктическую группу входит 1 вид отряда кивсяков *Pacifiiulus amurensis*, распространенный на обширной территории азиатской части России от Тихого океана до Западной Сибири и в Северо-Восточном Китае. Он имеет дизъюнктивный ареал, исключающий большую часть Восточной Сибири.

Центральнопалеарктическая группа представлена также 1 видом *Orinisobates sibiricus*. Он населяет Западную и Восточную Сибирь (Кемеровская область, Республики Хакасия, Алтай, Тыва и Красноярский край), а также Казахский и Киргизский Алатау.

Западно-среднесибирская группа представлена 8 видами и подвидами: *Altajosoma bakurovi bakurovi*, *A. deplanatum*, *A. kemerovo*, *Ghilarovia cylindrica*, *Julus ghilarovi ghilarovi*, *Sibiriulus profugus*, *Schizoturanius clavatipes*, *S. tabescens*, составляющие 30,8 % всех диплопод. Виды и подвиды этой группы отмечены в Западной и Средней Сибири.

В среднесибирскую группу нами относятся виды, населяющие территорию Республики Хакасия и юга Красноярского края. В группу входит 1 представитель отряда нитеносцев *Shearia khakassica*.

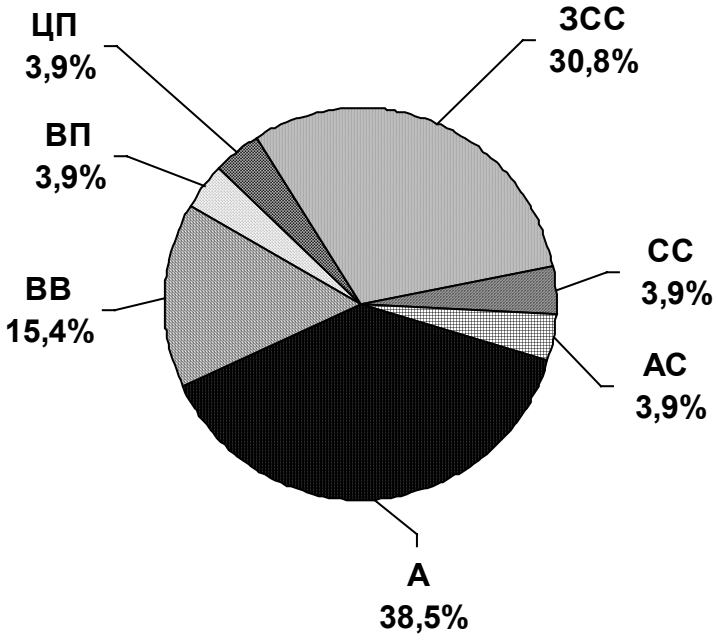


Рисунок 2 – Соотношение зоогеографических группировок двупарноногих многоножек юго-востока Западной Сибири

В алтае-саянскую группу входит нитеносец *Teleckophoron montanum*, локализованный в горах Алтая и Западного Саяна.

Алтайская группа наиболее многочисленна и представлена 10 видами и подвидами: *Altajella pallida*, *Altajosoma katunicum*, *Shearia calycina*, *S. densecava*, *S. teletskaya*, *Ghilarovia kygae*, *Julus ghilarovi brachydactylus*, *Sibiriulus altaicus*, *S. multinicus*, *Megaphyllum* aff. *sjaelandicum*, составляющими 38,5 % всех двупарноногих многоножек. Эта группа объединяет виды, обитающие только в пределах горной системы Алтай в основном на территории Республики Алтай. Все они являются условными эндемиками Алтая.

Виды-вселенцы выделены нами в отдельную группу, так как являются антропохорными и встречаются на территории района исследований только в антропогенных ландшафтах. В эту группу включены 4 вида суб- и космополитов-синантропов, составляющие в наших сборах 15,4 % всех видов диплопод. Они неоднородны по происхождению: родиной кивсяка *Cylindroiulus latestriatus* и многосвяза *Polydesmus denticulatus* является Европа, кивсяка *Nopoiulus kochii* – Кавказ, многосвяза *Oxidus gracilis* – Восточная Азия, откуда они достаточно широко распространились, благодаря деятельности человека.

Таким образом, фауна двупарноногих многоножек юго-востока Западной Сибири достаточно специфична и имеет в целом алтайско-сибирский облик. Виды, составляющие алтайскую группу, являются условными эндемиками Западной Сибири. Степень условного эндемизма на видовом уровне достаточно велика (10 видов или 38,5 % всех видов диплопод). На родовом уровне степень условного эндемизма ниже и составляет 7,1 %. К числу условно эндемичных родов принадлежит род *Altajella*.

При сопоставление наших данных с результатами, опубликованными ранее (Mikhaljova, Golovatch, 2001; Mikhaljova, 2004), подтверждается мнение, что на формирование фауны двупарноногих многоножек Западной Сибири повлияли центральноазиатский и сибирские фауногенетические центры диплопод, тогда как влияние европейской и дальневосточной фауны оказалось небольшим. Уникальность фауны двупарноногих многоножек юго-востока Западной Сибири объясняется малыми способностями диплопод к самостоятельному расселению.

Глава 6. Экологические особенности двупарноногих многоножек юго-востока Западной Сибири

6.1. Биотопическое распределение диплопод

Для характеристики биотопического распределения двупарноногих многоножек нами были охвачены основные биотопы района исследований из мелколиственных, светлохвойных и темнохвойных лесных формаций, а также болота и луга. На болотах и в сосняках диплопод не обнаружено.

В группе мелколиственных лесов (уч. I-VI) встречаются двупарноногие многоножки 7 видов из трех отрядов, известных для Западной Сибири. Во всех без исключения участках отмечены оба вида отряда многосвязов (Polydesmida) – *Schizoturanius clavatipes* и *S. tabescens*, которые очень широко распространены по территории исследования. Из отряда нитеносцев (Chordeumatida) наиболее часто присутствует широко распространенный в Западной Сибири вид *Ghilarovia cylindrica*. Он отмечен в осиннике (Томская область, уч. I), а также в березняке (Хакасия, уч. III) и осиново-березовом лесу (Кемеровская область, уч. IV). Нитеносец *Altajosoma bakurovi bakurovi* встречаются редко в обсуждаемой группе лесных формаций и зарегистрирован только в осиннике (уч. I). В мелколиственных лесах северных участков района исследования отмечен только один вид кивсяков (Julida) – *Sibiriulus profugus* – в осиннике и ивняке (Томская область, уч. I и VI), а также в осиново-березовом лесу (Кемеровская область, уч. IV). Для более южных участков отмечены распространенные здесь несколько более южные формы: *Julus ghilarovi ghilarovi* в осиново-березовых лесах Кемеровской области (уч. IV) и Хакасии (уч. V) и *Pacifiiulus amurensis* в березняке и осиново-березовом лесу в Республике Хакасия (уч. III и V).

В смешанных лесах (уч. VII-X) видовое богатство несколько выше. Здесь встречаются 4 вида и подвида кивсяков (*Orinisobates sibiricus*, *Sibiriulus profugus*, *J. g. ghilarovi*, *P. amurensis*), 4 вида и подвида нитеносцев (*G. cylindrica*, *A. b. bakurovi, A. deplanatum*, *A. kemerovo*) и 2 многосвязов (*Schizoturanius clavatipes*, *S. tabescens*). Наиболее часто отмечаются такие широко распространенные в Западной Сибири виды как *Schizoturanius tabescens* и *Sibiriulus profugus*. Первый встречен во всех исследованных участках

обсуждаемой группы лесов, второй во всех, кроме кедрово-березово-осинового леса (Томская область, уч. VII). Нитеносцы *G. cylindrica* и *A. deplanatum* отмечены в половине биотопов смешанных лесов: первый – в кедрово-березово-осиновом лесу (уч. VII) и березово-пихтовом лесу в Хакасии (уч. IX), второй также на уч. VII и в березово-осиново-пихтово-елово-кедровом лесу (Томская область, уч. X). Два других представителя хордеуматид – *A. b. bakurovi* и *A. kemerovo*, а также три кивсяка – *O. sibiricus*, *J. g. ghilarovi*, *P. amurensis* – встречаются редко, в основном в самом южном участке: березово-пихтовый лес в Хакасии (уч. IX).

Для группы темнохвойных лесов (уч. XI-XIII) обычны полидесмиды и нитеносцы. Так, *Schizoturanius clavatipes*, *S. tabescens* и *A. deplanatum* встречены в кедровнике и елово-пихтовом лесу (Томская область, уч. XI и XII). В кедровнике (уч. XI) также отмечены еще два нитеносца – *G. cylindrica* и *A. b. bakurovi*. Единственный представитель отряда кивсяков *Sibiriulus profugus* зарегистрирован только в кедрово-еловом лесу Томской области (уч. XIII).

Разнотравный луг в окрестностях пос. Коммунар в Хакасии (уч. XIV) оказался наиболее бедным по числу видов двупарноногих многоножек по сравнению с лесными формациями. Здесь были встречены только 2 кивсяка (*J. g. ghilarovi* и *P. amurensis*), многосвяз *Schizoturanius clavatipes* и нитеносец семейства Diplomaragnidae.

В целом, двупарноногие многоножки предпочитают смешанные и мелколиственные леса, где отмечается наибольшее видовое богатство (10 и 7 видов соответственно) и наибольшая численность. Открытые местообитания и темнохвойные леса характеризуются меньшим видовым богатством (4 и 6 видов соответственно) и меньшей численностью. Это обстоятельство позволяет выделить смешанные и мелколиственные леса как центры «расселения» диплопод района исследований (термин использован по Михалёвой, Петуховой, 1983).

Диплоподофауна различных лесных биотопов и открытых местообитаний в пределах одного района оказывается более сходной, чем в однотипных биотопах, географически удаленных друг от друга (Рисунок 3). Так, разнородные участки в окрестностях г. Томска (уч. I, VII, XI) или в окрестностях пос. Коммунар в Хакасии (уч. III, V, XIV) являются фаунистически более сходными по сравнению с однотипными осиново-березовыми лесами в Кемеровской области и Республике Хакасия (уч. IV и V) или смешанными лесами в Томской области и Хакасии (уч. VIII и IX).

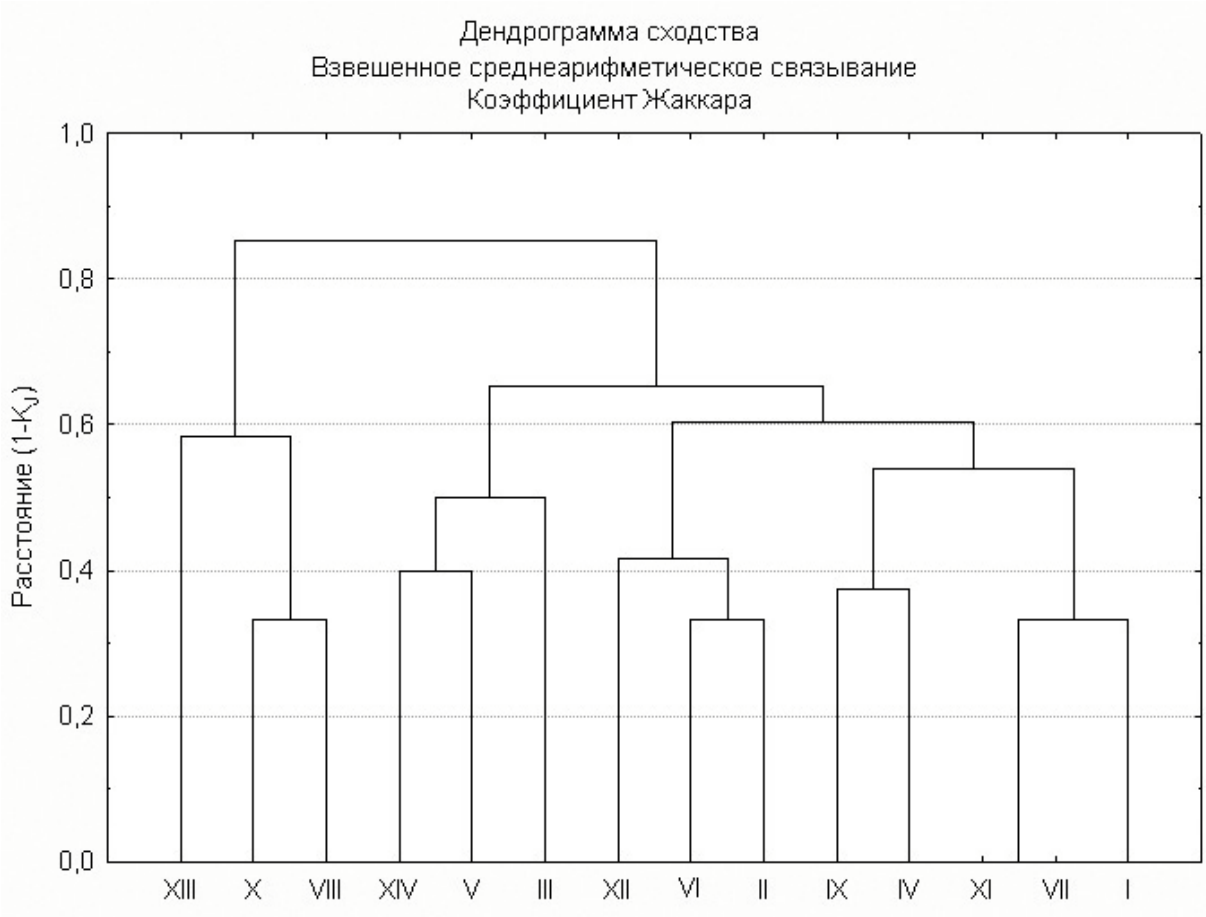


Рисунок 3 – Дендрограмма сходства видового состава двупарноногих многоножек в исследованных биотопах

Примечание. I – осинник орляковый в окрестностях пос. Кисловка, Томская область (ТО), II – осинник разнотравный в окрестностях д. Четь-Конторка (ТО), III – березняк разнотравный в окрестностях пос. Коммунар, Республика Хакасия (РХ), IV – осиново-березовый разнотравный лес в окрестностях пос. Кузедеево, Кемеровская область, V – осиново-березовый мелкотравный лес в окрестностях пос. Коммунар (РХ) , VI – ивняк пойменный в окрестностях с. Тимирязевское (ТО), VII – кедрово-березово-осиновый разнотравный лес в окрестностях пос. Девятово (ТО), VIII – елово-пихтово-осиново-березовый разнотравный лес в окрестностях д. Лязгино (ТО), IX – березово-пихтовый разнотравно-зеленомошный лес в окрестностях пос. Коммунар (РХ), X – березово-осиново-пихтово-елово-кедровый мелкотравный лес в окрестностях д. Ергоза (ТО), XI – кедровник мелкотравный в окрестностях с. Зоркальцево (ТО), XII – елово-пихтовый разнотравный лес в окрестностях с. Черный Яр (ТО), XIII – кедрово-еловый мелкотравный лес в окрестностях д. Лязгино (ТО), XIV – разнотравный луг в окрестностях пос. Коммунар (РХ).

6.2. Структура населения двупарноногих многоножек и ее сезонная динамика

На исследованных ключевых участках отмечается обитание относительно небольшого числа видов двупарноногих многоножек. Всего зарегистрировано 6 видов диплопод, 5 из которых являются общими для всех биотопов: *Ghilarovia cylindrica*, *Altajosoma deplanatum*, *A. bakurovi bakurovi*, *Schizoturanius clavatipes*, *S. tabescens*, *Sibiriulus profugus*.

Осинник характеризуется наибольшим видовым богатством (D_{Mg} = 0,82) и разнообразием (d = 0,36), а также наиболее равномерным распределением обилия между видами (E = 0,83). Здесь примерно в равных долях представлены многосвязы (Polydesmida) и нитеносцы (Chordeumatida). К числу редких можно отнести кивсяков (Julida).

Высокие показатели доминирования отмечаются в кедрово-березово-осиновом лесу (d = 0,81) и кедровнике (d = 0,61). Доминантом в них оказывается отряд многосвязов (около 70 % всех диплопод кедровника и 90 % кедрово-березово-осинового леса).

Существенных изменений видового состава диплопод исследованных ключевых участков в течение сезона не зафиксировано. Напротив, видовое разнообразие имеет сезонную изменчивость.

В осиннике в начале лета доминируют нитеносцы, затем многосвязы вплоть до осени, когда отмечается наибольшая выравненность их соотношения. В кедровнике и кедрово-березово-осиновом лесу в начале лета преобладают многосвязы. В середине лета появившиеся представители нитеносцев выравнивают соотношение этих двух отрядов до примерно равных величин. Такая картина отмечается в кедровнике и в конце лета, тогда как в смешанном лесу в августе доминируют многосвязы. В кедровнике многосвязы начинают вновь доминировать только осенью, в то время как в смешанном лесу соотношение многосвязов и нитеносцев в это время снова выравнивается.

6.3. Сезонная динамика половозрастной структуры популяций двупарноногих многоножек

Половозрастная структура западносибирских диплопод ключевых участков имеет существенные различия у представителей разных отрядов.

В отряде многосвязов (Polydesmida) в течение лета значительно доминируют неполовозрелые особи, меняется лишь характер их доминирования. В кедровнике доля молодых многосвязов постепенно увеличивается от июня к августу (с 60 до 95 % от общего количества полидесмид). В осиннике доля ювенильных особей не опускается ниже 85 % с абсолютным максимумом в июле. В кедрово-березово-осиновом лесу отмечается постепенное снижение доли молодых многосвязов с 91 % в июне до полного выравнивания их со взрослыми в августе. Осенью происходит смена

доминантов, наиболее резко выраженная в кедровнике: ювенильные особи составляют около 5 % представителей отряда.

Появление большого количества личинок многосвязов первых возрастов в начале теплого сезона, вероятно, связано с массовым выходом их из яиц, отложенных перезимовавшими самками. Изменения в возрастной структуре многосвязов (Polydesmida), очевидно, определяются сроком достижения ими половой зрелости. По всей видимости, для этого им необходимо около 2 – 4 месяцев. Отмечается повсеместное преобладание самок многосвяза *Schizoturanius clavatipes* в течение летне-осеннего сезона и отсутствие самцов у *S. tabescens*. У последнего вида это может быть связано с партеногенетическим характером воспроизводства локальных популяций, что может объясняться, в свою очередь, прохождением здесь северной границы обитания этого вида.

По иному выглядит половозрастная структура у представителей западносибирских нитеносцев (Chordeumatida): в начале теплого сезона все население нитеносцев представлено только неполовозрелыми экземплярами, видимо, успешно перезимовавшими. Отсутствие половозрелых особей в начале лета может объясняться частичной или полной их гибелью в зимний период. В дальнейшем доля молодых животных уменьшается, что, по всей видимости, связано с достижением хордеуматидами половой зрелости. К концу вегетационного периода смена доминантов в возрастной структуре представителей отряда нитеносцев не происходит. Наоборот, осенью молодые хордеуматиды вновь начинают превосходить взрослых: в кедрово-березово-осиновом лесу и кедровнике доля неполовозрелых особей составляет 92-100 %; в осиннике отмечается незначительное превосходство молодых нитеносцев. В половой структуре популяций отдельных видов нитеносцев отмечается 2-3-кратное преобладание самок в численности.

6.4. Распределение двупарноногих многоножек по почвенному профилю

В исследованных нами ключевых участках юго-востока Западной Сибири двупарноногие многоножки концентрируются главным образом в лесной подстилке и самом верхнем слое почвы (до 10 см), редко уходя глубже. Максимальная глубина проникновения диплопод не превышает 20 см. В мелколиственном и смешанном участках прослеживается значительное преобладание диплопод в подстилке (около 80 %). В кедровнике распределение двупарноногих многоножек между подстилкой и почвой выравнено (Рисунок 4).

Представители нитеносцев (Chordeumatida) повсеместно предпочитают подстилку (76-97 % хордеуматид). В верхний почвенный горизонт личинки проникают в 2-3 раза чаще, чем взрослые. Вертикальное распределение хордеуматид по почвенному профилю изменяется по сезонам. В осиннике и кедрово-березово-осиновом лесу нитеносцы опускаются в почву до 10 см в глубину два раза за сезон: в июне-июле (до 26 %) и в октябре (до 33 %), в кедровнике только в августе (до 41 %). По всей видимости, летняя миграция

хордеуматид в почву связана с наступлением наиболее засушливого периода, а осенняя – с выбором наиболее подходящего местообитания для зимовки.

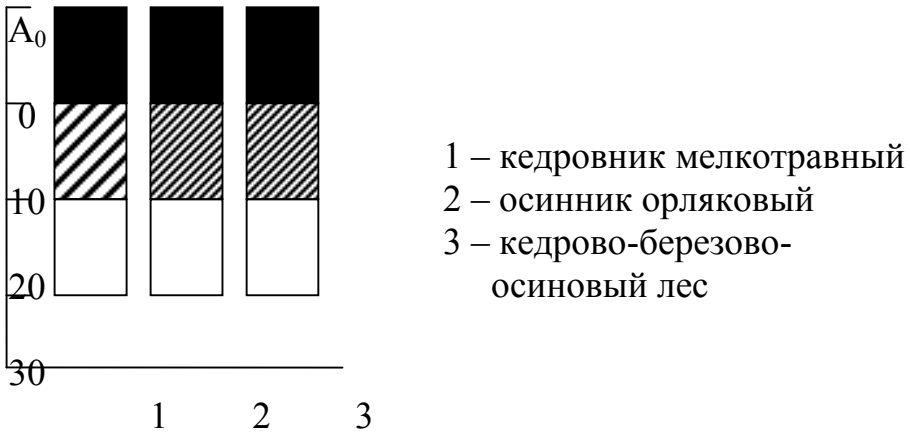
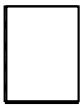


Рисунок 4 – Распределение двупарноногих многоножек по почвенному профилю на ключевых участках

Примечание. По горизонтали – ключевые участки, по вертикали – глубина почвы, см, A_0 - подстилка; обозначения долей многоножек в горизонтах почвенного профиля, %.



– > 50 – 40-50 – 20-30 – < 2

Представители отряда многосвязов (Polydesmida) проникают в почву до 20 см в глубину. Число мигрирующих в почву до 20 см многосвязов невелико (не более 8 %), приходится на личинок и отмечается повсеместно преимущественно только в июле. Для многосвязов также характерна сезонная динамика вертикального распределения по почвенному профилю. В кедровнике многосвязы предпочитают верхний почвенный горизонт (до 20 см) в течение всего сезона вегетации (не менее 65 % многосвязов). Осенью почти половина полидесмид возвращается в подстилку. В осиннике и кедрово-березово-осиновом лесу многосвязы сосредоточены в основном в подстилке (68-78 %). Однако в течение сезона вегетации наблюдаются миграции между подстилкой и верхним почвенным горизонтом. В кедрово-березово-осиновом лесу в октябре около 60 % полидесмид уходят до 10 см в почву.

6.5. Сезонная динамика численности диплопод ключевых участков

Сезонная динамика численности западносибирских двупарноногих многоножек на разных ключевых участках имеет сходную картину. Графически ее можно представить в виде двухвершинной кривой.

Первый пик численности совпадает с началом появления личинок и приходится на июнь в осиннике и кедрово-березово-осиновом лесу (68,5 и

206,0 экз./м^2 соответственно) и на июль в кедровнике (44,5 экз./м^2) (Рисунок 5). Такое смещение первого пика численности диплопод в кедровнике по сравнению с участками мелколиственного и смешанного леса, очевидно, связано с более длительным процессом прогревания подстилки и верхних слоев почвы в нем из-за сильной сомкнутости крон.

В августе, традиционно наиболее засушливом летнем месяце, численность диплопод на всех участках снижается до минимальных величин (от 18 экз./м^2 в кедровнике до 37 экз./м^2 в осиннике).

Осенью отмечается второй пик численности двупарноногих многоножек, который наиболее четко прослеживается в кедровнике (35 экз./м^2) и осиннике (62 экз./м^2). По всей видимости, его появление может объясняться отрождением личинок у нитеносцев при увеличении влажности субстрата, а у многосвязов – половым созреванием молодых животных, активизацией жизнедеятельности, в том числе возобновлением процесса размножения. Второй пик численности также может быть связан с массовым выходом животных из укрытий и почвы, где они пережидали сухой период или рекрутированием из других биотопов.

Численность нитеносцев (Chordeumatida) в кедровнике характеризуется одним пиком, приходящимся на июль (до 21 экз./м^2). В августе численность нитеносцев кедровника сокращается вдвое, а в октябре она меньше максимальной уже до 11 раз. В осиннике и кедрово-березово-осиновом лесу отмечаются 2 пика численности нитеносцев. Так, в осиннике первый пик зафиксирован в самом начале лета (до 47 экз./м^2), а в кедрово-березово-осиновом лесу – в середине лета (до 14 экз./м^2). В конце лета численность нитеносцев на этих двух участках минимальна (4-7 экз./м^2). Второй пик численности приходится на осень, когда обилие нитеносцев в осиннике около 30 экз./м^2, а в кедрово-березово-осиновом лесу – около 15 экз./м^2.

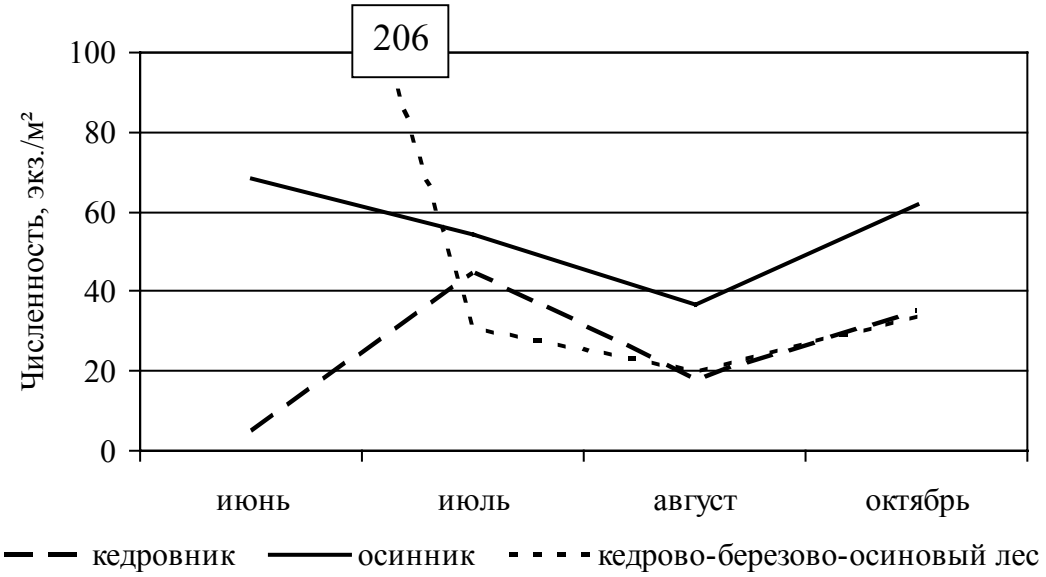


Рисунок 5 – Сезонная динамика численности двупарноногих многоножек на ключевых участках

У представителей отряда многосвязов (Polydesmida) проявляются более значительные различия в ходе численности в разных биотопах. В кедровнике прослеживаются 2 пика численности: первый в июле (до 24 экз./м^2), второй – в октябре (до 33 экз./м^2). Особенностью сезонного хода численности многосвязов в осиннике является значительное постоянство их численности в течение сезона (от 22 до 35 экз./м^2). Незначительный пик численности приходится на июль. Для кедрово-березово-осинового участка был отмечен очень значительный пик численности многосвязов в самом начале лета (до 204 экз./м^2). Однако уже в июле численность многосвязов резко падает (до 17 экз./м^2) и остается примерно на этом же уровне до самой осени.

6.6. Локомоторная активность диплопод и ее сезонная динамика

Изучение локомоторной активности диплопод на ключевых участках выявило существенные различия, проявляющиеся на видовом уровне, а также сезонную изменчивость динамической плотности. Наибольшая уловистость диплопод в течение вегетационного сезона отмечена в осиннике (до 320 экз./100 лов.-сут.). Во всех остальных биотопах она значительно ниже, чем в осиннике: в кедровнике – в 9 раз (37 экз./100 лов.-сут.), в березняке – в 12 раз (27 экз./100 лов.-сут.), в кедрово-березово-осиновом лесу – в 15 раз (21 экз./100 лов.-сут.), в экотоне березняка и сосняка – в 23 раза (14 экз./100 лов.-сут.).

Наибольшую локомоторную активность проявляют типичные обитатели подстилки – нитеносцы (Chordeumatida). У представителей отряда нитеносцев разных биотопов наблюдается сходная динамика локомоторной активности в течение вегетационного сезона. Весной и в первой половине лета характерно полное отсутствие нитеносцев в уловах. Резкое повышение локомоторной активности половозрелых нитеносцев в конце лета (до 121 экз./100 лов.-сут.) и осенью (до 300 экз./100 лов.-сут.), возможно, связано с их выходом из летнего малоактивного состояния или рекрутированием из соседних биотопов и подготовкой к зиме, а также достижением половозрелости молодыми особями. Личинки, в целом, менее активны, чем взрослые животные на протяжении всего периода наблюдений, и в сборах отмечены в единичных экземплярах (менее 2 экз./100 лов.-сут.).

Умеренная локомоторная активность характерна для сравнительно крупного сибирского многосвяза *Schizoturanius clavatipes* (до 35 экз./100 лов.-сут.). Мелкий многосвяз *Schizoturanius tabescens* и кивсяк *Sibiriulus profugus* в уловах встречается единично, что свидетельствует о предпочтении ими глубоко-подстилочного или почвенного обитания и избегании напочвенного передвижения.

ВЫВОДЫ

1. Фаунистический список двупарноногих многоножек юго-востока Западной Сибири насчитывает 26 видов и подвидов из 15 родов, 8 семейств, 3 отрядов. Вид *Polydesmus denticulatus* и род *Polydesmus* являются новыми для

фауны азиатской части России; виды-убиквисты *Nopoiulus kochii* и *Oxidus gracilis*, роды *Nopoiulus* и *Oxidus*, семейства Blaniulidae и Paradoxosomatidae впервые зарегистрированы в Сибири. Для 10 видов (*Orinisobates sibiricus*, *Sibiriulus multinicus*, *S. profugus*, *Pacifiiulus amurensis*, *Altajosoma bakurovi bakurovi*, *A. deplanatum*, *A. kemerovo*, *Ghilarovia cylindrica*, *Schizoturanius clavatipes*, *S. tabescens*) уточнена область распространения. Основу видового разнообразия диплопод на изученной территории составляют представители семейств Diplomaragnidae и Julidae, в сумме составляющие 61,5 % фауны по числу видов и 46,7 % по числу родов.

2. Двупарноногие многоножки юго-востока Западной Сибири предпочитают смешанные и мелколиственные леса, где отмечается наибольшее видовое богатство и наибольшая численность. Открытые местообитания и темнохвойные леса, как правило, характеризуются меньшим видовым богатством и численностью.

3. Диплоподофауна различных лесных формаций и открытых местообитаний в пределах одного района оказывается более сходной, чем в однотипных биотопах, географически удаленных друг от друга. Климатические факторы оказывают, по всей видимости, первостепенное влияние на распределение двупарноногих многоножек, а характер растительности играет второстепенную роль.

4. Фауна двупарноногих многоножек юго-востока Западной Сибири представлена видами и подвидами из 7 зоогеографических групп: восточнопалеарктической – 1 (3,9 %), центральнопалеарктической – 1 (3,9 %), западно-среднесибирской – 8 (30,8 %), среднесибирской – 1 (3,9 %), алтае-саянской – 1 (3,9 %), алтайской – 10 (38,5 %) и видами-вселенцами – 4 (15,4 %) и имеет в целом алтайско-сибирский облик. Условными эндемиками Западной Сибири являются представители алтайской группы.

5. Среди изученных ключевых участков в осиннике зарегистрировано наибольшее видовое богатство (D_{Mg} = 0,82), разнообразие (d = 0,36) и выравненность (E = 0,83). Отмечается сезонная изменчивость структуры доминирования населения диплопод, где наибольшая выравненность сообществ приходится на середину лета – осень.

6. Половозрастная структура популяций западносибирских двупарноногих многоножек имеет видовые различия и характеризуется сезонными изменениями. У многосвязов отмечается существенное преобладание неполовозрелых особей в течение лета и смена доминантов в сторону взрослых животных осенью. В популяциях нитеносцев ювенильные экземпляры преобладают в начале сезона вегетации и осенью. В половой структуре как у многосвязов, так и у нитеносцев доля самок значительно выше доли самцов или самцы вообще не встречаются.

7. Западносибирские двупарноногие многоножки являются стратобионтами, но имеют достаточно четкие границы распределения по почвенному профилю между отрядами. Большая часть активной деятельности нитеносцев проходит в подстилке; они не проникают глубже 10 см в почву.

Многосвязы чаще встречаются в самом верхнем почвенном слое, уходя в глубину до 20 см.

8. Сезонная динамика численности диплопод имеет двухвершинный характер. Первый пик численности связан с массовым отрождением личинок и приходится на начало – середину лета, второй – осенью, что может объясняться повышением активности животных, выходом их из укрытий, рекрутированием из других биотопов при увеличении влажности субстрата.

9. Для двупарноногих многоножек района исследований характерен один пик локомоторной активности в конце лета – осенью. Наибольшая динамическая плотность диплопод при доминировании нитеносцев зафиксирована в осиннике, наименьшая – в экотоне березняка и сосняка.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

1. Нефедьев П.С. О фауне и экологии многоножек (Myriapoda) окрестностей с. Смоленского (Алтайский край) // Материалы VII Междунар. межвуз. конф., посвященной Междунар. Дню Земли «Ландшафты Западной Сибири: Пробл. исслед., экология и рациональное использование». БГПУ. Бийск. 20 – 22 апреля 2001. – Бийск: НИЦ БГПУ, 2001. – С. 84-86.
2. Нефедьев П.С. Эколого-фаунистические исследования многоножек Тегульдетского района Томской области // Материалы IX Междунар. науч. конф. студентов, асп. и молодых ученых «Ломоносов». МГУ. Москва. 8 – 12 апреля 2002. – М.: Изд-во МГУ, 2002а. – Вып. 7. – С. 40 – 41.
3. Нефедьев П.С. Фауна и экология многоножек (Myriapoda) реликтовой липовой рощи (п. Кузедеево) // Материалы XL Междунар. науч. студ. конф. «Студент и научно-технический прогресс». НГУ. Новосибирск. 16 – 18 апреля 2002. – Новосибирск, 2002б. – С. 35.
4. Нефедьев П.С. Население и некоторые экологические особенности многоножек серых лесных почв юга Томской области // Биология – наука XXI века. Тез. 6-ой Пущинской школы-конф. молодых ученых. Пущино. 20 – 24 мая 2002. – Тула: Изд-во Тул. гос. пед. ун-та им. Л.Н. Толстого, 2002в. – Т. 3, Почвоведение и биогеохимия. – С. 138 – 139.
5. Nefediev P.S. On the Diplopoda fauna of the South-West Siberia // Abstracts of 12th International Congress of Myriapodology. Mtunzini, KwaZulu-Natal, South Africa. 29 July – 2 August 2002. – Pietermaritzburg, 2002. – P. 30.
6. Mikhaljova E.V., Nefediev P.S. A contribution to the millipede fauna of Siberia (Diplopoda). // Arthropoda Selecta. – 2003 (for 2002). – Vol. 11, No. 1. – P. 81 – 87.
7. Нефедьев П.С., Нефедьева Ю.С. Сезонная динамика численности двупарноногих многоножек (Diplopoda) в лесах Западной Сибири // Экологическое разнообразие почвенной биоты и биопродуктивность почв. Материалы докл. IV (XIV) Всеросс. совещ. по почв. зоологии. ТГУ. Тюмень. 1 – 4 февраля 2005. – Тюмень, 2005. – С. 177 – 178.