

УДК

П.С. Неведьев, Ю.С. Неведьева

Особенности распределения двупарноногих многоножек (Diplopoda) по почвенному профилю в южно-таежных и мелколиственных лесах Западной Сибири

P.S. Nefediev, Ju.S. Nefedieva

Some Peculiarities of Distribution of Millipedes (Diplopoda) on the Soil Profile in the Southern Taiga and Small-leaved Forests of Western Siberia

Изучены особенности распределения и сезонной динамики двупарноногих многоножек по почвенному профилю в южно-таежных и мелколиственных лесах Западной Сибири. Выделены экологические группы диплопод по приверженности к местообитанию.

Ключевые слова: двупарноногие многоножки, Diplopoda, нитеносцы, многосвязы, почвенный профиль, Западная Сибирь.

Some peculiarities of distribution and seasonal dynamics of millipedes on the soil profile in the southern taiga and small-leaved forests of Western Siberia are studied. Some ecological groups of diplopods are divided on their habitat preference.

Key words: millipedes, Diplopoda, chordeumatids, polydesmids, soil profile, Western Siberia.

Двупарноногие многоножки являются важнейшим компонентом почвенной биоты и играют большую роль в почвообразовании. Поедая отмершие растительные остатки, они вовлекают в почву листовую опад и способствуют его гумификации. Диплоподы могут питаться хвойным опадом, недоступным большинству других почвенных беспозвоночных, благодаря наличию в их кишечнике симбионтных микроорганизмов [1, с. 34]. В зависимости от ряда экологических факторов двупарноногие многоножки мигрируют по почвенному профилю, перемещая переработанную ими органику в минеральные слои почвы.

В условиях лесной зоны вертикальное распределение двупарноногих многоножек по почвенному профилю подробно изучалось в средней тайге Приенисейского района Восточной Сибири [2] и в лесах Приморского края Дальнего Востока [3]. Сведения о вертикальном распределении диплопод по почвенному профилю в лесах Западной Сибири единичны и фрагментарны [4].

Таким образом, крайне слабая изученность особенностей распределения двупарноногих многоножек, населяющих леса Западной Сибири, в почве является очевидной, и требуется дальнейшее исследование для лучшего понимания процессов почвообразования.

Материал и методика

Исследования особенностей распределения двупарноногих многоножек по почвенному профилю проводились на границе подзоны южной тайги и под-

зоны мелколиственных лесов на территории Томского района Томской области. Для подзоны южной тайги основным зональным типом растительности являются кедрово-елово-пихтовые зеленомошно-мелкотравные и мелкотравно-осочковые леса. Основу растительного покрова подзоны мелколиственных лесов составляют коренные березовые и осиновые леса [5, с. 81–90, 125–135; 6]. Исследованием были охвачены все зональные типы лесов на трех участках на левобережье р. Томи к западу от Томска: кедровник мелкотравный (с. Зоркальцево), кедрово-березово-осиновый лес (д. Петровский Участок) и осинник орляковый (д. Кисловка) (см. рисунок).

Состав древостоя кедровника 10К. Возраст кедра около 200–250 лет, высота деревьев 15–20 м, диаметр до 80 см, сомкнутость крон 0,8–0,9. Подлесок состоит из *Sorbus sibirica* Hedl., *Swida alba* (L.) Opiz., *Sambucus racemosa* L. В травяном покрове наиболее часто встречаются *Oxalis acetosella* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W.Schmidt., *Stellaria* sp., *Dryopteris expansa* (C. Presl) Fraser-Jenk. & Jermy, изредка *Aconitum septentrionale* Koelle., *Pulmonaria mollis* Wulfen, *Viola uniflora* L. Подстилка равномерная, из хвои и веточек кедра, мощность до 5 см и более у стволов крупных кедров. Почва темно-серая. Гумусовый горизонт подразделяется на два подгоризонта: перегнойно-аккумулятивный (A₁) и элювиально-перегнойный (A₁A₂) без признаков типичного элювиального горизонта. Мощность подгоризонта A₁ больше мощности подгоризонта A₁A₂. Структура подгоризонта A₁ ком-

коватая или комковато-зернистая, A_1A_2 – комковатая или комковато-ореховатая.

Формула кедрово-березово-осинового леса – 6О 2Б 2К. Высота осин и берез до 10–15 м, диаметр 20–30 см. Подлесок из *S. sibirica* и *Padus avium* Mill. Травостой под пологом деревьев редкий, преобладают *Rubus saxatilis* L. (в центре лесного массива), по краям разнообразие и обилие резко увеличиваются (*Aegopodium podagraria* L., *Equisetum sylvaticum* (L.), *Crepis lyrata* (L.) Froel., *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill.). Подстилка складывается в основном из листовенного опада и наиболее выражена в хорошо облесенных участках биотопа. В окнах мощность подстилки низкая, не более 2 см. Тип почвы – серая глеевая. В почвенном профиле отчетливо выделяется значительно осветленный элювиальный горизонт A_2 , мощность которого такая же, как мощность перегнойно-аккумулятивного горизонта A_1 .

В осиннике орляковом формула древостоя 8О 1Б+С. Высота деревьев 10–15 м, диаметр до 25–30 см, сомкнутость крон 0,6–0,7. В подлеске изредка встречаются *P. avium* и *S. sibirica*. Крупнотравье складывается из

Pteridium aquilinum (L.) Kuhn., *Bupleurum longifolium* L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh. Средне- и мелкотравье хорошо развиты под пологом папоротника-орляка (*A. podagraria*, *Carex macroura* Meinsh. s. str., *R. saxatilis*, *E. sylvaticum*). Подстилка состоит из листьев осины, папоротникового опада, веточек. Мощность подстилки небольшая, до 3 см. Почва слабодерново-слабоподзолистая, характеризующаяся наличием ниже дернового горизонта A_1 белесоватых оподзоленных пятен, имеющих неясные, расплывчатые очертания.

Сбор материала осуществлялся по общепринятым в практике почвенно-зоологических исследований методикам [7]. Размер одной площадки при проведении почвенных раскопок составлял 50 × 50 см. На каждом участке закладывалось по 8 площадок с четырехкратной повторностью. Количественные учеты проводились с июня по октябрь 2001 г. Выкопка и разборка почвенных проб велись послойно с глубиной слоя 10 см. Глубина пробы определялась нижним пределом встречаемости животных. Всего за период наблюдений было отмечено 1725 экземпляров диплопод, относящихся к пяти видам и подвидам.



Карта-схема района исследований: 1 – кедровник мелкотравный; 2 – кедрово-березово-осиновый лес; 3 – осинник орляковый

Результаты и обсуждение

В результате проведенного исследования в южно-таежных и мелколиственных лесах Западной Сибири зарегистрировано пять видов и подвидов двупарноногих многоножек: *Altajosoma bakurovi bakurovi* (Shear, 1990), *Altajosoma deplanatum* (Stuxberg, 1876), *Ghilarovia cylindrica* (Stuxberg, 1876), *Schizoturanus clavatipes* (Stuxberg, 1876), *Schizoturanus tabescens* (Stuxberg, 1876), относящихся к двум отрядам. Три первых вида и подвида относятся к отряду нитеносцев (Chordeumatida), два последних – к отряду многосвязов (Polydesmida).

Все названные выше виды и подвиды диплопод отмечены в Томской области сравнительно недавно, и здесь же проходит северная граница их ареалов [4; 8; 9]. Видимо, в силу суровости климатических условий нитеносцы повсеместно немногочисленны. Их обилие варьирует у *Altajosoma* от 0,5 до 9,0 экз./м², у *Ghilarovia* – от 1,5 до 38,5 экз./м². Относительная численность более крупного из многосвязов *Schizoturanus clavatipes* колеблется от 1 до 24 экз./м², в то время как обилие мелкого многосвяза *S. tabescens* в отдельные периоды достигает около 200 экз./м² [10].

В исследованных нами лесных экосистемах южно-таежной подзоны и подзоны мелколиственных лесов Западно-Сибирской равнины 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. Такой характер вертикального распределения животного населения по почвенному профилю является типичным для таежной зоны. Так, в средней тайге Приенисейского района Красноярского края в подстилке сосредоточено до 85% всего почвенного населения [2].

В осиннике и кедрово-березово-осиновом лесу прослеживается значительное преобладание диплопод в подстилке (около 80%), где, по всей видимости, складываются более благоприятные условия для их обитания.

В кедровнике распределение двупарноногих многоножек между подстилкой и почвой выровнено. Это может объясняться тем, что слабо развитая подстилка темнохвойного леса плохо задерживает атмосферную влагу, зачастую оказываясь слишком сухой для диплопод.

В распределении двупарноногих многоножек по почвенному профилю проявляются некоторые различия у представителей разных отрядов.

Все представители Chordeumatida характеризуются сходными особенностями вертикального распределения по почвенному профилю. Нитеносцы повсеместно предпочитают подстилку (76–97%) и не встречаются в почве глубже 10 см. В верхний почвенный горизонт личинки проникают в 2–3 раза чаще по сравнению со взрослыми животными (табл. 1).

Вертикальное распределение хордеуматид по почвенному профилю изменяется в течение летне-осеннего сезона. В мелколиственных лесах нитеносцы опускаются в почву на глубину до 10 см два раза за вегетационный сезон: первый раз в июне-июле (до 26%), второй – в октябре (до 33%). Для кедровника характерна только однократная миграция Chordeumatida – в августе 41% нитеносцев уходит в почву на глубину до 10 см.

По всей видимости, летняя миграция хордеуматид в почву связана с наступлением наиболее засушливого периода, который в темнохвойном лесу отмечается несколько позднее, чем в мелколиственных лесах. Осенний уход части нитеносцев из подстилки в верхний почвенный горизонт, характерный для осинника и кедрово-березово-осинового леса, вероятно, обусловлен выбором наиболее подходящего местообитания для зимовки. Отсутствие хордеуматид в почве осенью в кедровнике может быть связано с летним сдвигом, и, возможно, их проникновение в почвенный горизонт происходит позднее.

В отличие от нитеносцев, оба вида многоножек отряда многосвязов проникают в почву до 20 см в глубину почти на всех исследованных участках. Доля мигрирующих в почву до 20 см многосвязов невелика и не превышает 8%. Это проникновение приходится на личинок, наблюдается повсеместно и преимущественно только в июле. Значимых различий в вертикальном распределении многосвязов разных возрастов по почвенному профилю не отмечается (табл. 2).

Для полидесмид, так же как и для хордеуматид, характерна сезонная динамика вертикального распределения по почвенному профилю. В кедровнике представители Polydesmida предпочитают верхний почвенный горизонт (до 20 см) в течение всего сезона вегетации (не менее 65% многосвязов), концентрируясь в августе только в нем. Осенью почти половина полидесмид возвращаются в подстилку. *Schizoturanus tabescens* хорошо морфологически приспособлен к обитанию в минеральных слоях почвы, имея типичные для всех геобионтов особенности строения: миниатюризацию, к которой стремятся все полидесмиды [11], укорочение конечностей, депигментацию тегументов, редукцию глазков. В кедровнике *S. tabescens* большей частью концентрируется в почве, проявляя себя как геобионт, что может объясняться и трофическими предпочтениями, складывающимися не в пользу хвойного опада, который является слишком грубой пищей для этого самого мелкого представителя диплопод Западной Сибири.

В осиннике и кедрово-березово-осиновом лесу многосвязы сосредоточены в основном в подстилке (их 68–78%). Однако в течение летне-осеннего сезона наблюдаются миграции между подстилкой и верхним почвенным горизонтом. В кедрово-березово-осиновом лесу в октябре около 60% *S. tabescens* и все особи

S. clavatipes уходят в верхний почвенный горизонт на глубину до 10 см. В осиннике, наоборот, осенью 60% полидесмид были встречены именно в подстилке.

Наши исследования подтверждают известное в литературе положение о приверженности в распределении разных отрядов диплопод по почвенному профилю.

Двупарноногих многоножек принято делить на обитателей преимущественно подстилки и проникающих в минеральные слои почвы. Обитатели подстилки характеризуются уплощенной спиной и достаточно длинными ходильными конечностями. Они очень чувствительны к режиму увлажнения, а именно в подстилке складываются наиболее подходящие условия для их существования, где они легко могут избежать как переувлажнения, так и высыхания. В эту группу относят многих многосвязов и нитеносцев [12].

Диплоподы, населяющие лесную подстилку и самые верхние почвенные горизонты, – стратобион-

ты повсеместно доминируют и считаются исходной жизненной формой, от которой берут начало все остальные, синхронно развивающиеся экоморфотипы. К их числу относятся обитатели минеральных слоев почвы (геобионты, или педобионты), пещерные формы (троглобионты) и древесные формы: обитающие под корой и в древесине (ксилобионты) и на стволах и в кроне деревьев (эпифитобионты) [11].

Минеральные слои почвы предпочитают кивсяки, которые наилучшим образом приспособлены к роющей деятельности. Ко всему прочему они не обладают такой сильной зависимостью от увлажнения, уходя в почву до 50 см в глубину [12]. Очевидно, лимитирующим фактором в этом случае для них, как и для многих других двупарноногих, выступает недостаток кислорода. Именно повышенные требования к условиям аэрации, по мнению С.И. Головача (1980), делают большинство двупарноногих многоножек обитателями верхних почвенных слоев.

Таблица 1

Распределение по почвенному профилю диплопод отряда Chordeumatida в южнотаежных и мелколиственных лесах Западной Сибири (%)

Биотоп	Отряд, вид, подвид	Подстилка	Слой почвы, см		
			0–10	10–20	20–30
Кедровник	Все Chordeumatida	<u>1,6</u> 87,3	<u>3,2</u> 7,9		
	<i>Ghilarovia cylindrica</i>	<u>2,0</u> 88,0	<u>2,0</u> 8,0		
	<i>Altajosoma deplanatum</i>	<u>85,7</u> –	– 14,3	–	–
	<i>A. bakurovi bakurovi</i>	– 83,3	<u>16,7</u> –	–	–
Осинник	Все Chordeumatida	<u>25,9</u> 65,7	<u>1,9</u> 6,5	–	–
	<i>Ghilarovia cylindrica</i>	<u>28,6</u> 68,0	– 3,4	–	–
	<i>Altajosoma deplanatum</i>	<u>17,2</u> 62,2	<u>10,3</u> 10,3	–	–
	<i>A. bakurovi bakurovi</i>	<u>20,0</u> 56,0	<u>4,0</u> 20,0	–	–
Кедрово-березово-осиновый лес	Все Chordeumatida	<u>10,6</u> 71,2	<u>4,6</u> 13,6	–	–
	<i>Ghilarovia cylindrica</i>	<u>16,7</u> 60,0	<u>6,6</u> 16,7	–	–
	<i>Altajosoma deplanatum</i>	<u>9,5</u> 80,9	<u>4,8</u> 4,8	–	–
	<i>A. bakurovi bakurovi</i>	– 80,0	– 20,0	–	–

Примечание. Прочерк – отсутствие животных; над чертой – доля взрослых в горизонте почвенного профиля в процентах; под чертой – доля личинок в горизонтах профиля в процентах.

Распределение по почвенному профилю диплопод отряда Polydesmida в южнотаежных и мелколиственных лесах Западной Сибири (%)

Биотоп	Отряд, вид	Подстилка	Слой почвы, см		
			0–10	10–20	20–30
Кедровник	Все Polydesmida	$\frac{18,0}{17,3}$	$\frac{33,1}{30,9}$	$\frac{-}{0,7}$	-
	<i>Schizoturanius clavatipes</i>	$\frac{6,3}{43,7}$	$\frac{12,5}{37,5}$	-	-
	<i>Schizoturanius tabescens</i>	$\frac{19,5}{13,8}$	$\frac{35,8}{30,1}$	$\frac{-}{0,8}$	-
Осинник	Все Polydesmida	$\frac{21,1}{47,8}$	$\frac{6,1}{24,6}$	$\frac{-}{0,4}$	-
	<i>Schizoturanius clavatipes</i>	$\frac{17,4}{55,5}$	$\frac{1,3}{25,8}$	-	-
	<i>Schizoturanius tabescens</i>	$\frac{28,8}{31,5}$	$\frac{16,4}{21,9}$	$\frac{-}{1,4}$	-
Кедрово-березово-осиновый лес	Все Polydesmida	$\frac{8,3}{69,8}$	$\frac{8,9}{12,4}$	$\frac{-}{0,6}$	-
	<i>Schizoturanius clavatipes</i>	$\frac{17,8}{57,8}$	$\frac{6,7}{15,5}$	$\frac{-}{2,2}$	-
	<i>Schizoturanius tabescens</i>	$\frac{7,4}{70,9}$	$\frac{9,1}{12,2}$	$\frac{-}{0,4}$	-

Примечание. Условные обозначения см. в таблице 1.

Однако у двупарноногих многоножек, населяющих леса южнотаежной подзоны и подзону мелколиственных лесов Западно-Сибирской равнины, как показывают наши исследования, прослеживаются более четкие границы между отрядами многосвязов и нитеносцев, традиционно живущими в подстилке. Без сомнения, все изученные виды и подвиды диплопод являются типичными стратобионтами, и только условно их можно разделить на две группы по приверженности к обитанию в почвенном горизонте: 1) подстилочные – большая часть их активной деятельности проходит в подстилке, и они не проникают глубже 10 см в почву. Это нитеносцы *Ghilarovia cylindrica*, *Altajosoma deplanatum* и *A. bakurovi bakurovi*; 2) поверхностные – часто встречаются в самом верхнем почвенном слое

(до 10 см в глубину), проникают в почву на глубину до 20 см. Сюда относятся многосвязы *Schizoturanius tabescens* и *S. clavatipes*.

Сезонные перемещения западно-сибирских диплопод по почвенному профилю объясняются, видимо, в основном изменениями абиотических факторов окружающей среды. Так, наступление засушливого периода во второй половине лета заставляет двупарноногих многоножек проникать в нижние слои подстилки и почву, где они находят для себя оптимальные гидротермические условия и более подходящую кормовую базу. Осенний уход диплопод в почву связан с постепенным похолоданием и срабатыванием физиологических механизмов адаптации к зиме.

Библиографический список

1. Бабенко А.С. Экология почвенных животных : учебное пособие. – Томск, 2006.
2. Воробьева И.Г. Структура животного населения почв средней тайги Приенисейского региона : автореф. дис ... канд. биол. наук. – М., 2002.
3. Михалева Е.В. Распределение двупарноногих многоножек (Diplopoda) по почвенному профилю в лесах Приморского края // Фауна и экология членистоногих Дальнего Востока. – Владивосток, 1983.
4. 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.
5. Растительный покров Западно-Сибирской равнины / И.С. Ильина, Е.И. Лапшина, Н.Н. Лавренко и др. – Новосибирск, 1985.
6. Шумилова Л.В. Ботаническая география Сибири. – Томск, 1962.

7. Гиляров М.С. Учет крупных беспозвоночных (мезо-фауны) // Количественные методы в почвенной зоологии. – М., 1987.

8. Нефедьев П.С. Эколого-фаунистические исследования многоножек Тегульдетского района Томской области // Ломоносов : материалы IX междунар. науч. конф. студ., асп. и молодых ученых, МГУ, Москва. 8–12 апреля 2002 г. – М., 2002. – Вып. 7.

9. Нефедьев П.С. Население и некоторые экологические особенности многоножек серых лесных почв юга Томской области // Биология – наука XXI века : тез. 6-й Пущинской школы-конф. молодых ученых. Пущино, 20–24 мая

2002 г. – Т. 3 : Почвоведение и биогеохимия. – Тула, 2002.

10. 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) Всерос. совещ. по почв. зоологии. ТГУ, Тюмень, 1–4 февраля 2005 г. – Тюмень, 2005.

11. Kime R.D., Golovatch S.I. Trends in the ecological strategies and evolution of Millipedes (Diplopoda) // Biol. J. of the Linnean Society. – 2000. – №69.

12. Головач С.И. Двупарноногие многоножки // Итоги науки и техники. – 1980. – Т. 7.