

ЕРМАКОВ Александр Игоревич

**СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ
В ВЫСОКОГОРЬЯХ СЕВЕРНОГО УРАЛА
(НА ПРИМЕРЕ МАССИВА ДЕНЕЖКИН КАМЕНЬ)**

03.00.16 – экология

03.00.08 – зоология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург– 2009

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных
Уральского отделения РАН

Научный руководитель – кандидат биологических наук
ОЛЬШВАНГ Владимир Николаевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
ХОХУТКИН Игорь Моисеевич

кандидат биологических наук
ЛАГУНОВ Александр Васильевич,

Ведущая организация – Институт систематики и экологии животных
Сибирского отделения РАН

Защита диссертации состоится 12 мая 2009 года в 11 часов на заседании Диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН по адресу: 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 марта, 202.

Fax: (343) 260-82-56; URL: <http://www.ipae.uran.ru>; e-mail: dissovet@ipae.uran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН

Автореферат разослан 10 апреля 2009 года

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Золотарёва Н.В.

Актуальность темы. Высокогорные местообитания – это уникальные природные «лаборатории» для изучения фундаментальных проблем эволюции и биогеографии. Беспозвоночные животные с их высоким таксономическим и экологическим разнообразием – удобный объект для рассмотрения этих вопросов. Начиная с работы В.Ю. Фридолина (1936), посвященной Хибинам, наиболее продуктивным подходом к изучению высокогорных биоценозов считается комплексный анализ населения, подразумевающий охват не только максимально широкого спектра изучаемых объектов, но и продолжительный период исследований, позволяющий выявить закономерности динамики. Актуальность работы определяется не только необходимостью инвентаризации биологического разнообразия горных территорий, которые по многим группам представляют «белое пятно», но и тем, что выявленные закономерности могут быть использованы при прогнозировании процессов трансформации биоты под действием глобальных изменений окружающей среды.

Цели и задачи исследования. Цель работы – изучение структуры и динамики сообществ наземных беспозвоночных в высокогорьях Северного Урала (на примере массива Денежкин Камень). Для её достижения решали следующие задачи:

1. Выявить таксономическую структуру населения беспозвоночных в горных экосистемах Северного Урала, провести сравнительный анализ ценологических и локальных фаун отдельных горных вершин;
2. Исследовать экологическую структуру сообществ, трофические связи беспозвоночных и их напряженность в высокогорьях;
3. Выявить особенности пространственного распределения беспозвоночных в высокогорных биоценозах и установить роль наиболее значимых факторов среды;
4. Исследовать закономерности динамики высокогорных сообществ беспозвоночных в нескольких временных масштабах;
5. На примере нескольких модельных групп выявить адаптивные черты беспозвоночных к обитанию в условиях высокогорий.

Научная новизна и практическая значимость работы. Впервые проведено комплексное биоценологическое исследование сообществ беспозвоночных в высокогорьях Северного Урала (на примере горного массива Денежкин Камень). В ходе инвентаризации фаун беспозвоночных выявлено 2032 вида, из них более трети впервые приведены для исследованного района, 38 – для Урала. По нашим полевым сборам специалистами-систематиками описаны 15 новых для науки видов. Исследована таксономическая, трофическая, биоморфологическая и пространственная структура сообществ беспозвоночных модельных таксономических (пауки, жесткокрылые, булавоусые чешуекрылые) и экологических (почвенная мезофауна, герпетобионты, некробионты) групп, оценена их функциональная роль. Описаны закономерности динамики сообществ беспозвоночных в условиях высокогорий Северного Урала. Данные, полученные автором

использованы в Летописях природы государственного природного заповедника «Денежкин Камень» и в Красной Книге Свердловской области (2008).

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Сообщества наземных беспозвоночных различных горных вершин Северного Урала характеризуются высокой степенью общности. Их можно рассматривать как высотный аналог сообществ зональных тундр, что, в первую очередь, проявляется в сходстве таксономической и зоогеографической структуры высотных и широтных фаун.

2. По сложности организации, качественному и количественному составу, функциональной роли население беспозвоночных в высокогорьях сопоставимо с населением низележащих горно-таежных биоценозов.

3. В горной части Северного Урала важным аспектом биоценотической роли беспозвоночных можно считать их участие в переносе органического вещества между высотными поясами и в системе «равнины – горы».

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на Международных конференциях «Биоразнообразие и динамика экосистем Северной Евразии» (Новосибирск, 2000), «Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий» (Оренбург, 2001), «Экологические проблемы горных территорий» (Екатеринбург, 2002), «Разнообразие беспозвоночных на Севере» (Сыктывкар, 2003), «Горные экосистемы и их компоненты» (Нальчик, 2005, 2007), на Всероссийских конференциях молодых ученых Уральского региона (Екатеринбург, 1997-2000, 2002, 2003), «Состояние и динамика природных комплексов особо охраняемых территорий Урала» (Сыктывкар, 2000), «Исследования эталонных природных комплексов Урала» (Кировград, 2001), на IV (XIV) и XV Всероссийских совещаниях по почвенной зоологии (Тюмень, 2005; Москва, 2008).

Публикации. По теме исследования опубликовано 33 научные работы, в том числе 2 в изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

Личный вклад автора. Автору принадлежит постановка задачи и выбор методов исследования, сбор материала и разбор проб (в 1996-2003 г. – самостоятельно, 2005 г. – совместно с сотрудниками ИЭРиЖ УрО РАН, 2007 г. – в составе российско-финской лепидоптерологической экспедиции), анализ и интерпретация результатов, определение до уровня семейства всех беспозвоночных, до вида – насекомых отр. *Hemiptera*, некоторых *Coleoptera* и *Diptera*. Определение видов других групп выполнено специалистами (см. «Материал и методы исследований»). Данные по поврежденности фитофагами листьев берёз любезно предоставлены нам Е.А. Бельской (ИЭРиЖ УрО РАН).

Структура и объём диссертации. Работа изложена на 358 страницах и состоит из введения, 7 глав, выводов, списка литературы (722 источника, из них 151 на иностранных языках) и 2 приложений (описания учетных площадок и список видов беспозвоночных массива Денежкин Камень и высокогорий Северного Урала). Основной текст диссертации содержит 33 таблицы и 40 рисунков.

ГЛАВА 1. ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ В ВЫСОКОГОРЬЯХ (ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР)

1.1 Степень изученности фауны и таксономическая структура сообществ беспозвоночных в высокогорных районах

Приводится обзор работ по фауне беспозвоночных горной части Северного Урала. В более чем полусотне публикаций (начиная с работы Д.Е. Харитонов (1926) до современных фаунистических сводок) для высокогорных биоценозов упоминаются около 400 видов пауков и насекомых. Отмечается неравномерная изученность различных таксонов: наиболее полно выявлена фауна булавоусых чешуекрылых и некоторых семейств жесткокрылых (*Carabidae*, *Chrysomelidae*).

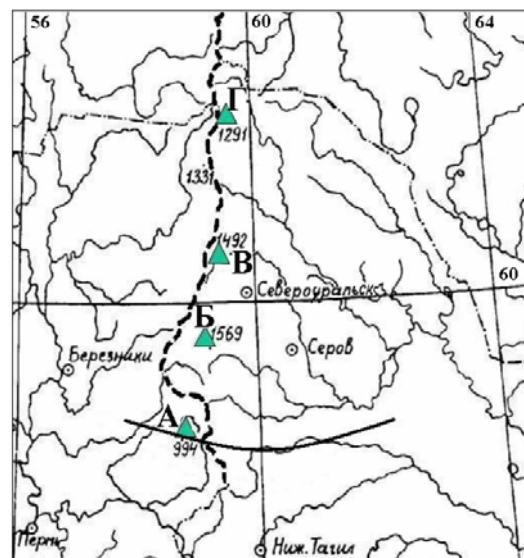
1.2 Экологическая роль и адаптации беспозвоночных в горных биоценозах.

На основе литературных источников описаны условия высокогорных ландшафтов, рассмотрены основные аспекты экологии беспозвоночных и их функциональной роли в этих биоценозах. Дан обзор морфологических, поведенческих и физиологических адаптаций беспозвоночных к высокогорным местообитаниям.

ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Основной район исследования – горный массив Денежкин Камень ($60^{\circ}25'$ с.ш.; $59^{\circ}32'$ в.д.), расположенный в северной части подзоны средней тайги. Хорошо выражена вертикальная поясность: горно-лесной, подгольцовый, горно-тундровый и гольцовый пояса растительности (Горчаковский, 1975). Верхняя граница древесной растительности – 900-1000 м над ур. моря. Высокогорные биоценозы представлены мозаикой лишайниковых, осоково-моховых, кустарниковых, кустарничковых горных тундр и каменных россыпей курумов и гольцов.

Также использован коллекционный и литературный материал, полученный автором и сторонними исследователями с других горных вершин Северного Урала (рис. 1): на хребте Басеги, в Кытлымском горном узле, на Главном Уральском хребте, с хребтов Кваркуш, Поясовый камень, Чистоп, Молебный Камень, из горной части Печоро-Ильчского заповедника.



Треугольниками обозначены основные районы исследований: А – хр. Басеги, Б – Кытлымский горный узел, В – массив Денежкин Камень, Г – хр. Молебный Камень; жирной сплошной линией обозначена южная граница Северного Урала, пунктиром – водораздел

Рисунок 1 – Схема Северного Урала

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объект работы – беспозвоночные размерной группы «мезофауна», т.е. более 1-2 мм (Гиляров, 1975). При фаунистических сборах и количественных учётах применяли стандартные методики: ручной сбор, ловушки, кошение, разбор почвенных монолитов, маршрутные учёты (табл. 1). Основные результирующие показатели: обилие (плотность населения и динамическая активность) и биомасса (масса фиксированных в спирте объектов) беспозвоночных. Параллельно с учётами измеряли климатические показатели.

Таблица 1 – Суммарный объём выполненных работ

Методика учёта (единица измерения)	Район исследования (годы)	Денежкин Камень (1996- 2002, 2005, 2007)	Кытлымский горный узел (1996, 2003)	Молебный Камень (2002)
Учёт почвенной мезофауны (проба)		254 по 0.04 м ² , 30 по 0.0625 м ²	20 по 0.0625 м ²	–
Учёты ловушками Барбера (лов.-сут.)		9875	1880	1400
Энтомологические укусы (проба, по 25 взмахов)		26	–	12
Маршрутные учёты (учёт, по 0.1-5 км)		114	15	18
Учёты антофильных насекомых (учёт)		105	30	6
Учёты ловушками Малеза (лов.-сут.)		155	28	–
Учёты светоловушками (лов.-сут.)		42	7	–
Учёты на снежниках (м ²)		19	–	4
Суточные учёты герпетобионтов и тамнобионтов (сут.)		6	–	–
Учёты филлофагов (учёт)		35	–	8
Учёты повреждений березы (деревьев / листьев)		94 / 3207	–	–
Учёты копрофильных беспозвоночных (учётов / проб)		8 / 22	–	2 / 5
Учёты некрофильных беспозвоночных (учётов / проб)		57 / 288	–	–
Учёты гематофагов (учётов / проб)		16 / 32	–	–

Математическая обработка результатов включала расчёт показателей α - и β -разнообразия, описательных статистик, дисперсионный анализ. Программное обеспечение – Microsoft Excel, BioDiversity Professional Ver. 2 и пакет Statistica 6.0.

Большую помощь в определении видов оказали: Баркалов А.В., Василенко С.В., Гилев А.В., Гнездилов В.М., Голованова Е.В., Головачев И.Б., Горбунов П.Ю., Гребенников М.Е., Гусаров В.И., Дубатолов В.В., Дудко Р.Ю., Ершов А.Д., Есюнин С.Л., Зиновьев Е.В., Иванов А.В., Кирейчук А.Г., Козьминых В.О., Козырев А.В., Коротяев Б.А., Костерин О.Э., Костромина Т.С., Красуцкий Б.В., Легалов А.А., Любарский Г.Ю., Мало-зёмов А.Ю., Мамаев Б.М., Медведев А.А., Михайлов Ю.Е., Никитский Н.Б., Николаева Н.В., Nurponen К., Ольшванг В.Н., Петров П.Н., Подгорбунский Д.А., Потапов Б.М., Рудоискатель П.В., Сергеев М.Г., Сипаева А.Ю., Сорокина В.С., Трихлеб Т.А., Тунева Т.К., Фарзалиева Г.Ш., Чащина О.Е., Чернышев С.Э., Юнаков Н.Н., Юферов Г.И.

Материал хранится в коллекции автора и научных заведений (Зоологические музеи ИЭРиЖ УрО РАН, ИСиЭЖ СО РАН и МГУ, Уральский госуниверситет и др.).

ГЛАВА 4. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ГОРАХ СЕВЕРНОГО УРАЛА

4.1 Видовой состав и зоогеографический анализ фауны беспозвоночных в высокогорьях Северного Урала

Приведен обзор основных групп беспозвоночных 3 типов (*Annelida*, *Arthropoda* и *Mollusca*), 7 классов, 32 отрядов и 297 семейств, отмеченных в фауне массива Денежкин Камень, дана характеристика их высотного распространения (Ермаков, 1998, 2001, 2002, 2003; Козырев, Ермаков, 1998; Ермаков и др., 2001, Гребенников, Ермаков, 2003; Ермаков, Тунева, 2005; Голованова, Ермаков, 2007).

Таксономическая структура сообществ беспозвоночных высокогорных биоценозов характеризуется неполночленностью: выше границы леса некоторые таксоны утрачивают позиции важных компонентов биоценозов или отсутствуют. Ядро высокогорной фауны составляют типичные для региона группы паукообразных (*Phalangidae*, *Linyphiidae*, *Lycosidae* и др.) и насекомых. Из последних наибольшего обилия в высокогорьях достигают как эволюционно молодые таксоны (*Curculionidae*, *Apidae*, *Muscidae*), так и филогенетически более древние (*Orthoptera*, *Sternorrhyncha*, *Carabidae*, *Tipulidae*). В высотном градиенте возрастает доля видов с восточнопалеарктическими и голарктическими типами ареалов.

4.2 Ценотические фауны и видовое богатство беспозвоночных в различных высотных поясах массива Денежкин Камень

Описаны особенности и проанализировано инвентаризационное и дифференцирующее разнообразие ценотических и высотных фаун беспозвоночных. В высотном ряду (от лесных фаун к горно-тундровым и гольцовым) наблюдается снижение видового богатства для большинства таксонов. Из выявленных в фауне массива 2032 видов выше границы леса перестают встречаться более половины – 1220, но изменение состава разных таксонов с высотой происходит неодинаково. Обеднение фауны ведет к формированию олиго- и монодоминантных видовых сообществ. Только в высокогорьях отмечен 291 вид, 10% которых – доминанты и субдоминанты.

Из высокогорных местообитаний наиболее богата фауна травяно-моховых и кустарниковых тундр – ценозов с наиболее развитым почвенным и растительным покровом.

4.3 Локальные фауны беспозвоночных горной части Северного Урала

На примере наиболее изученных во всех районах таксонов проведен зоогеографический анализ высокогорных локальных фаун Северного Урала (для сем. *Carabidae* приведен в табл. 2). На фоне «бореальности» фауны, в высокогорьях проявляются северные элементы. Сходство высокогорных североуральских фаун беспозвоночных с высокоширотными полярноуральскими по видовым спискам составляет 40-60%, а при анализе надвидовых категорий (рода, трибы) – 95-100%.

Таблица 2 – Соотношение долготных и широтных зоогеографических элементов (%) в локальных высокогорных карабидофаунах Северного Урала

Локальные фауны	Денежкин Камень	Басеги	Кытлымский узел	Молебный Камень	Яны-Пупу-Ньер
Долготные группы ареалов					
голарктические виды	37.8	24.1	46.4	41.7	30.0
транспалеарктические	22.2	40.7	14.3	16.7	20.0
западнопалеарктические	26.7	29.6	21.4	25.0	33.3
центральнопалеарктические	4.4	3.7	10.7	8.3	10.0
восточнопалеарктические	8.9	1.9	7.1	8.3	6.7
Широтные группы ареалов					
арктические и гипоарктические	22.2	11.1	21.4	34.8	26.7
бореальные	24.4	18.5	42.9	34.8	23.3
температные	20.0	20.4	14.3	8.7	26.7
неморальные и лесостепные	15.6	31.5	14.3	8.7	6.7
полизональные	17.8	18.5	7.1	13.0	16.7
Число выявленных видов	45	54	28	24	30

ГЛАВА 5. ТРОФИЧЕСКАЯ И БИОМОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ВЫСОКОГОРЬЯХ СЕВЕРНОГО УРАЛА

5.1 Эколого-фаунистический обзор трофических групп беспозвоночных в высокогорных биоценозах

Указаны основные типы питания беспозвоночных в горных биоценозах, приведен состав трофических групп. Исследованы консортивные связи филлофагов и нектарофагов с некоторыми видами высокогорной флоры. Наиболее многочисленны филлофаги кустарниковых ивовых консорций (*Salix glauca*, *S. lanata*, *S. phylicifolia*). Ивы в период цветения – самые востребованные антофильными насекомыми. Среди травянистых растений наиболее привлекательны для нектарофагов виды с крупными соцветиями (*Rhodiola rosea*, *Polygonum bistorta*).

Анализ трофического спектра растительноядных жесткокрылых показал, что в высотном градиенте прослеживается тенденция увеличения степени дендрофагии у *Chrysomelidae* и гербифагии у *Curculionidae*, в обоих семействах возрастает доля видов с почвообитающими (ризобионтными) личинками.

Подавляющее число высокогорных зоофагов – многоядные хищники, выбирающие жертву по своим размерам, часто наблюдается каннибализм. Из кровососущих членистоногих в горно-лесном поясе численно преобладают *Culicidae*, в подгольцовом – *Simulidae*, в горных тундрах обилие этих групп одинаково.

Характерная черта почвенной сапротрофной мезофауны высокогорных биоценозов Северного Урала – незначительная представленность первичных разрушителей растительных остатков, вплоть до отсутствия отдельных групп (*Diplopoda*). Широко распространена среди почвенных сапрофагов факультативная фитофагия (Ермаков, 2005).

5.2 Соотношение и функциональная активность трофических групп беспозвоночных в высотном градиенте

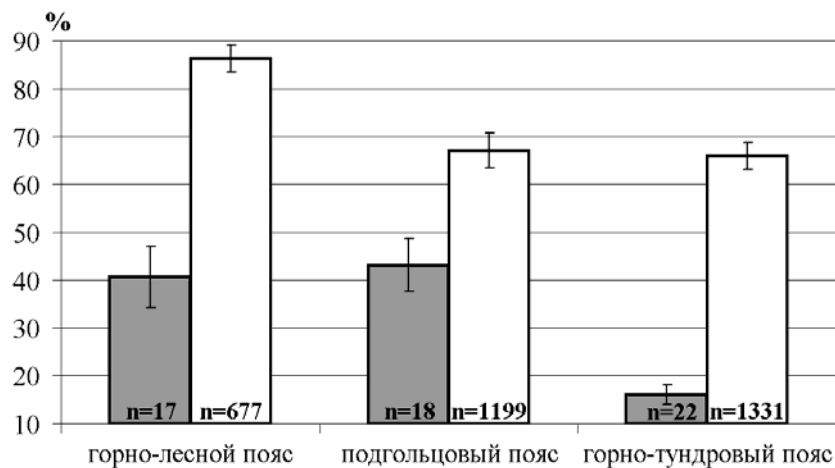
В высотном градиенте наблюдается снижение обилия и биомассы биотрофных организмов и возрастание сапротрофных (табл. 3).

Таблица 3 – Трофическая структура населения беспозвоночных в высотных поясах массива Денежкин Камень; приведены объединённые данные по почвенному и напочвенному ярусам

Трофическая группа	Доля от общего обилия (биомассы), %		
	Горно-лесной пояс	Подгольцовый пояс	Горно-тундровый пояс
фитофаги	17.6 (5.9)	20.6 (6.5)	6.4 (1.2)
зоофаги	46.4 (14.5)	49.5 (23.8)	30.6 (4.7)
сапрофаги	29.9 (77.2)	24.1 (67.8)	54.8 (88.9)
прочие	6.0 (2.4)	5.7 (1.9)	8.2 (5.2)

Поддержание высокого обилия хищных беспозвоночных в высокогорьях обеспечивается большой массой сапрофагов (преимущественно почвенных), а также компенсаторными (каннибализм) и разграничивающими (хорология, фенология) процессами.

С высотой происходит уменьшение функциональной активности беспозвоночных: например, замедляется утилизация некробионтами трупных приманок, уменьшается экстенсивность повреждений кормовых растений филофагами (рис. 2). Наблюдаемые закономерности обусловлены перестройкой выше границы леса видовых комплексов некрофагов и фитофагов: снижение обилия и разнообразия падальных мух и мертвоедов, чешуекрылых и пилильчиков (Ермаков, 2007)



Вертикальные линии – стандартная ошибка, n – объём выборки

Рисунок 2 – Функциональная активность некробионтных (серые столбики – скорость утилизации трупов мелких млекопитающих в подвесных ловушках, в % от исходной массы) и листогрызущих беспозвоночных (белые столбики – доля повреждённых листьев берёз) в высотных поясах массива Денежкин Камень

5.3 Спектр жизненных форм беспозвоночных

На примере *Lumbricidae*, *Aranei*, *Orthoptera*, имаго *Carabidae*, *Staphylinidae*, *Chrysomelidae*, *Curculionidae*, *Formicidae* охарактеризован спектр жизненных форм беспозвоночных в высокогорных биоценозах. В условиях высокогорий (значительные суточные и сезонные колебания микроклиматических условий, угнетённый растительный ярус и т.п.) наибольшее распространение получили виды, приуроченные к верхне-почвенному и напочвенному ярусу – подстильно-почвенные стратобионты и эпигеобионты.

ГЛАВА 6. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ВЫСОКОГОРНЫХ БИОЦЕНОЗАХ СЕВЕРНОГО УРАЛА

6.1 Вертикальное распределение и ярусные группировки беспозвоночных

Приводится описание основных ярусных биоценологических группировок беспозвоночных в высокогорьях, констатируется слабая вертикальная стратификация высокогорных биоценозов, присутствие ярусно-подвижных форм и преимущественная локализация беспозвоночных в верхнем почвенном и напочвенном горизонтах, где складываются наиболее благоприятные гидротермические условия.

В общем виде количественная структура населения беспозвоночных почвенного, напочвенного и растительного ярусов в высокогорных биоценозах отражена в таблице 4.

Таблица 4 – Обилие (экз.) и биомасса (г) беспозвоночных основных биоценологических ярусов в тундрах массива Денежкин Камень; учёты 1997-98 гг., средние значения \pm стандартная ошибка

Ярус (учетное усилие; объём выборки)	геобий (м ² ; n=20)		герпетобий (10 лов.-сут.; n=15)		фитобий (10 взм.; n=6)	
	обилие	биомасса	обилие	биомасса	обилие	биомасса
Горная тундра (высота)						
Каменистая (h=850м)	204.1 \pm 49.0	29.25 \pm 7.52	8.8 \pm 13.1	0.40 \pm 0.69	2.2 \pm 0.6	0.05 \pm 0.02
Кустарниковая (h=900м)	417.6 \pm 214.2	36.62 \pm 15.76	9.4 \pm 7.5	0.37 \pm 0.26	14.0 \pm 2.9	0.28 \pm 0.08
Кустарничковая (h=950м)	171.5 \pm 28.7	24.01 \pm 6.16	13.9 \pm 13.5	0.53 \pm 0.42	10.8 \pm 1.7	0.19 \pm 0.05
Травяно-моховая (h=1300м)	147.8 \pm 13.3	20.35 \pm 5.40	9.2 \pm 17.8	0.56 \pm 1.50	5.6 \pm 0.8	0.18 \pm 0.02

6.2 Горизонтальная структура населения беспозвоночных

Мозаичность растительного покрова горных тундр обуславливает сложную парцеллярно-консортивную структуру населения беспозвоночных. На конкретных примерах рассмотрены основные типы пространственного распределения беспозвоночных выше границы леса: фитофагам более свойственно агрегированное распределение (вокруг кормовых растений), хищникам и сапрофагам – более равномерное.

Показано влияние климатических и почвенно-растительных условий на характер распределения беспозвоночных. Так, деградация почвенного яруса на различных участках пятнистой горной тундры в ряду куртина растительности – проплешина – мерзлотный полигон ведёт к снижению плотности населения почвенной мезофауны в 2.5-4 раза (703.6, 246.8 и 168.5 экз./м² соответственно).

6.3 Изменение обилия беспозвоночных в высотном градиенте

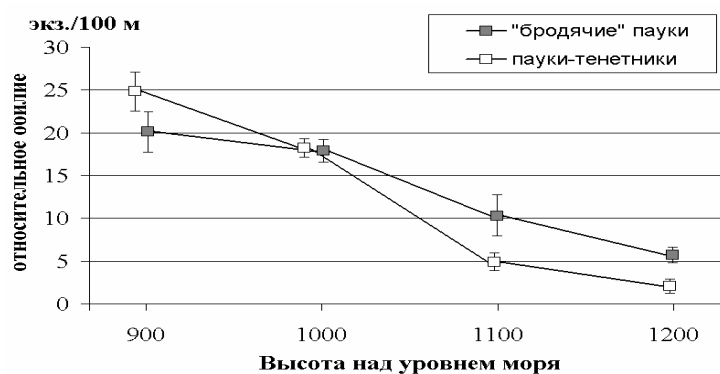
В отличие от видового богатства, обилие различных таксономических и экологических групп беспозвоночных в высотном градиенте изменяется неравномерно (табл. 5). Для большинства групп беспозвоночных отмечено уменьшение обилия в высокогорьях. Однако с высотой возрастает плотность населения дождевых червей, косянок, сенокосцев, некоторых жужелиц и листоедов. Для двукрылых, жужелиц и жуков-трубковертов максимальная численность выявлена в подгольцовом (экотонном) поясе.

Таблица 5. Обилие некоторых групп беспозвоночных в высотных поясах массива Денежкин Камень; приведены средние значения \pm стандартная ошибка, учёты 2000-2002, 2005 гг.

Группа беспозвоночных (учетная единица; n – объём выборки)	Горно- лесной пояс	Подгольцо- вый пояс	Горно-тунд- ровый пояс
почвенная мезофауна (экз./м ² ; n=10)	796.7 \pm 240.9	830.8 \pm 134.8	986.7 \pm 116.0
дождевые черви (экз./м ² ; n=10)	21.7 \pm 6.3	18.3 \pm 5.2	78.3 \pm 9.3
наземные моллюски (экз./м ² ; n=10)	34.2 \pm 6.9	10.8 \pm 4.1	4.2 \pm 2.1
жужелицы, имаго (экз./м ² ; n=10)	1.7 \pm 1.7	10.0 \pm 1.4	0.8 \pm 0.8
жужелицы, имаго (экз./10 лов.-сут.; n=40)	2.3 \pm 0.5	3.2 \pm 0.5	2.9 \pm 0.8
герпетобионты без <i>Formicidae</i> (экз./10 лов.-сут.; n=40)	52.5 \pm 3.5	44.1 \pm 2.1	65.5 \pm 10.0
некробионтные жуки (экз./10 лов.-сут.; n=24)	39.5 \pm 15.6	17.9 \pm 0.5	1.0 \pm 0.3
некрофильные беспозвоночные (экз./10 лов.-сут.; n=24)	174.3 \pm 22.5	213.0 \pm 17.0	109.3 \pm 17.9
«гнуус» (экз./10 взмахов сачком; n=16)	36.9 \pm 5.3	51.1 \pm 9.0	30.8 \pm 4.8
антофильные усачи (экз./цветущее растение; n=20)	0.9 \pm 0.1	1.1 \pm 0.2	0.6 \pm 0.1

Снижение обилия беспозвоночных в высотном градиенте связано с целым рядом биотопических и климатических факторов. Например, уменьшение численности пауков на каменных россыпях в значительной степени обусловлено ветровым воздействием, к которому менее адаптированы тенетники, чем «бродячие» пауки (рис. 3).

Рисунок 3 – Зависимость обилия пауков гольцового пояса от абсолютной высоты (средние данные десяти 100-метровых маршрутных учётов на каждой высотной отметке; вертикальные линии – стандартная ошибка)



6.4 Миграции и перенос беспозвоночных в высокогорных биоценозах

Миграции обеспечивают более равномерное и рациональное использование беспозвоночными кормовых ресурсов и жизненного пространства. Рассмотрены основные типы миграций беспозвоночных: вертикальные (межярусные), горизонтальные (между различными биоценозами) и высотные (поясами). Интенсивность миграционных процессов тесно связана с динамикой численности беспозвоночных, существенно зависит от погодных условий, особенностей рельефа и аэродинамических процессов в горах.

В высокогорьях, где велика роль перемещения воздушных масс (восходящие потоки, ветры), отчетливо проявляются процессы пассивного переноса беспозвоночных между разными высотными поясами. Примером этого могут быть эоловые наносы беспозвоночных на поверхности горных снежников. Величина таких наносов зависит от сезона и положения снежника. Отмеченное нами в середине июня 2001 г. максимальное значение составляло 349 экз./м² (760 мг/м²), а прирост биомассы – 7.8 мг/м²/сутки. Благодаря этому явлению в гольцовом поясе около снежников существуют специфические нивальные комплексы хищных беспозвоночных (Ермаков, 1998; Ermakov, 2000).

ГЛАВА 7. ВРЕМЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ НАСЕЛЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ВЫСОКОГОРЬЯХ

7.1 Разногодичные флуктуации видового богатства и численности беспозвоночных

На примере наиболее изученных таксонов (*Carabidae*, *Rhopalocera*) показано, что ежегодно можно выявить лишь 55-80% видов фауны, остальные 20-45% – малочисленные и спорадические виды, встречающиеся не каждый сезон. Разногодичные флуктуации численности свойственны большинству отмеченных видов, однако значительная амплитуда колебаний обилия (от единичного присутствия до вспышек численности) в высокогорьях отмечена лишь у немногих видов, преимущественно растительноядных и кровососущих насекомых.

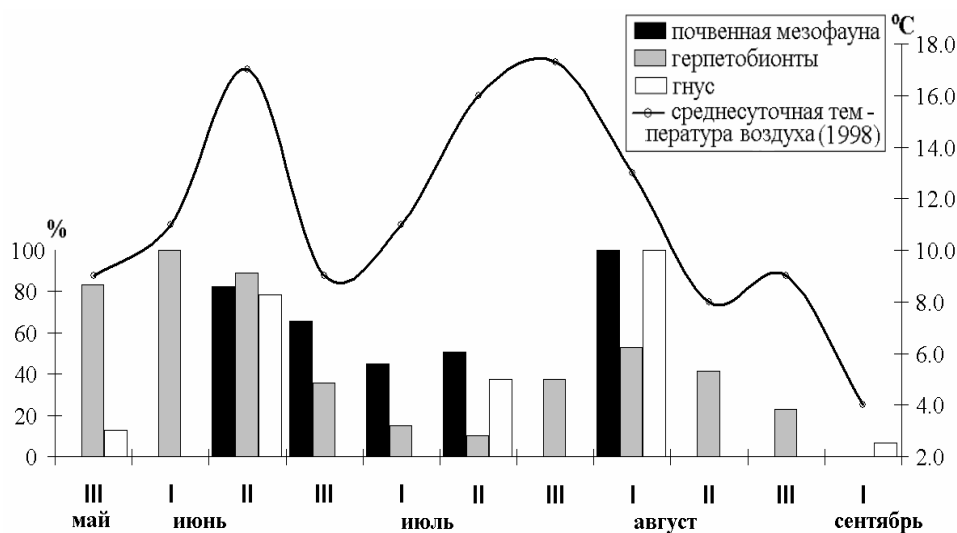
7.2 Сезонная динамика численности беспозвоночных с обзором фенологии отдельных таксономических групп

Приведён очерк сезонных аспектов населения беспозвоночных высокогорий, дана характеристика пяти сезонных ассамблей видов (весенне-осенняя, раннелетняя, летняя, позднелетняя и мультисезонная). В высотном градиенте отмечается временная разница (до 10-15 суток) основных фенологических сроков и продолжительности вегетационного периода: его позднее начало в подгольцовом поясе (из-за мощного снежного покрова и поверхностного стока талых вод) и раннее завершение в горных тундрах.

Исследована фенология массовых в высокогорьях групп беспозвоночных (пауков, сенокосцев, прямокрылых, жуужелиц, кровососущих двукрылых), выделены два типа сезонной динамики обилия (одновершинный и двухвершинный). Первый обусловлен присутствием в сообществах видов с двух- (и много-) годичным циклом развития, второй – моновольтинных видов (Ермаков, 1999).

Характер сезонного изменения обилия некоторых биоценологических группировок беспозвоночных приведён на рисунке 4.

Рисунок 4 – Сезонное изменение обилия некоторых ярусных и экологических группировок беспозвоночных в высокогорных биоценозах (обобщённые данные; за 100% принято максимальное отмеченное обилие)



7.3 Микросукцессионные изменения населения беспозвоночных

Приведены результаты анализа изменений таксономического состава и обилия беспозвоночных в ходе разложения органических субстратов (трупы мышей, медвежьих экскременты). Структура комплекса некрофильных беспозвоночных зависит от ряда факторов: состояния трупной приманки, её положения и доступности, климатических условий и т.п., имеющих разную силу влияния на отдельные группы (Ермаков, 2007). Показано, что высотный фактор больше влияет на состав *Coleoptera*, а стадия разложения приманки – *Diptera* (табл. 6).

Таблица 6 – Влияние фактора высотной поясности и состояния трупной приманки на отдельные группы некрофильных беспозвоночных (ANOVA; учёты 2005 г. подвесными ловушками)

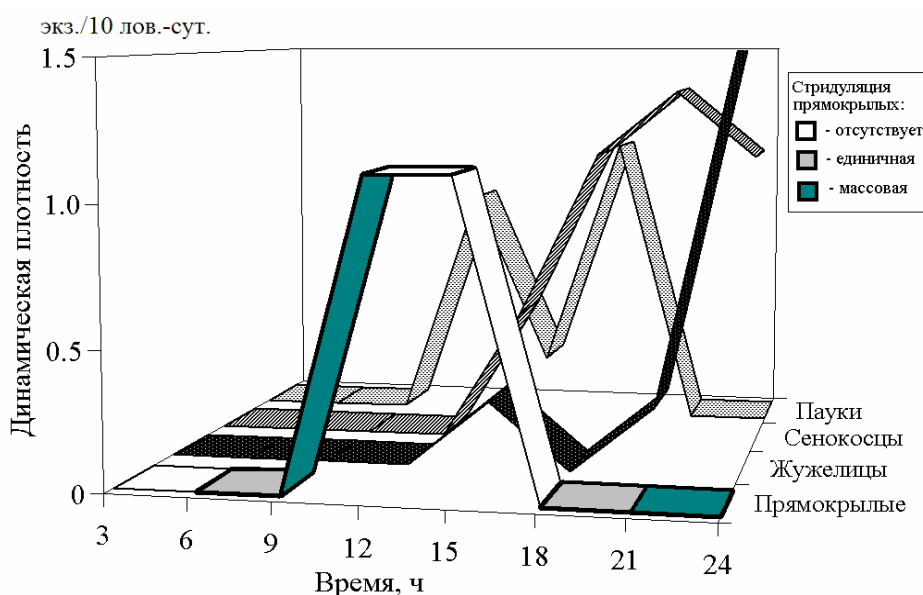
Группа беспозвоночных	Источник изменчивости*		
	абсолютная высота F (2; 276)	стадия разложения F (3; 276)	высота × стадия F (6; 276)
Общая численность	17.51	51.96	5.81
Короткоусые двукрылые	9.66	66.17	4.46
Жуки-мертвоеды	91.83	40.51	8.64
Жуки-стафилиниды	40.27	28.25	7.99
Жуки-лейодиды	26.58	14.06	9.83

Примечание – * Во всех случаях $p < 0.0001$

7.4 Суточная динамика активности беспозвоночных

Прослежена динамика суточной активности беспозвоночных напочвенного (рис. 5) и кустарникового ярусов высокогорных биоценозов. Дан анализ изменения отдельных форм суточной активности беспозвоночных под влиянием факторов среды (температуры, влажности, ветра и осадков). Отмечается лабильность суточной динамики беспозвоночных и смещение их активности на период с благоприятными погодными условиями.

Рисунок 5 – Суточная динамика двигательной активности герпетобионтных беспозвоночных (для прямокрылых показана активность стридуляции) в кустарниковой горной тундре (учёты почвенными ловушками и полевые наблюдения; 3-я декада июля 1998 г.)



На примере насекомых и паукообразных охарактеризованы представители трёх групп беспозвоночных (с дневной, сумеречной и круглосуточной активностью).

ВЫВОДЫ

1. Основу фауны беспозвоночных Северного Урала составляют широко распространенные бореальные виды, но в высокогорьях к ним добавляются северные элементы и возрастает доля видов с восточнопалеарктическими и голарктическими ареалами.

2. Основу населения беспозвоночных в высокогорьях Северного Урала формирует ограниченный набор таксонов с высоким обилием отдельных видов (*Lumbricidae*, *Phalangiidae*, *Lycosidae*, *Carabidae*, *Ortheziidae* и др.). Выше верхней границы леса представлены как эволюционно молодые, так и древние группы.

3. С увеличением высоты у большинства таксонов снижается видовое богатство, увеличивается неравномерность распределения видов по обилию вплоть до монодоминирования. Значимым высотным рубежом для изменения состава фауны беспозвоночных является верхний предел распространения древесной растительности.

4. В высокогорных биоценозах не отмечается упрощения трофических связей с участием беспозвоночных, но трофические отношения высокогорных беспозвоночных характеризуются меньшей глубиной (интенсивностью) и большей широтой (облигатностью) по сравнению с лесными.

5. В горных условиях прогресса достигают те жизненные формы беспозвоночных, которые сочетают в себе морфологические приспособления для пассивного и поведенческие механизмы для активного избегания пессимальных факторов.

6. Пространственное распределение беспозвоночных в высокогорьях Северного Урала обусловлено как абиотическими факторами среды (главным образом, гидротермическими), так и особенностями самих видов.

7. В горной части Северного Урала беспозвоночные участвуют в процессах переноса и трансформации органического вещества между высотными поясами и в системе «равнины – горы».

8. Сезонная и суточная ритмика активности беспозвоночных в высокогорьях характеризуется реактивностью (быстрыми переходами от покоя к активности и обратно) и лабильностью (смещением активности на периоды с благоприятными условиями). Это позволяет беспозвоночным оптимальнее использовать короткий вегетационный сезон.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

1. **Ермаков А.И.** Количественный состав беспозвоночных мохово-лишайникового яруса в горных тундрах Северного Урала / **А.И. Ермаков** // Успехи энтомологии на Урале. Екатеринбург, 1997. С. 130-134.
2. **Ермаков А.И.** Насекомые на снежнике / **А.И. Ермаков** // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: материалы конф. молодых ученых-экологов урал. региона (21-24 апр. 1998 г.). Екатеринбург, 1998. С. 59-63.
3. **Ермаков А.И.** Эколого-фаунистический обзор жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) горных тундр массива Денежкин Камень / **А.И. Ермаков** // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: материалы конф. молодых ученых-экологов урал. региона (21-24 апр. 1998 г.). Екатеринбург, 1998. С. 53-58.
4. Козырев А.В. К познанию фауны жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) Северного Урала / А.В. Козырев, **А.И. Ермаков** // Проблемы региональной экологии. 1998. Спец. вып. С. 64-67.
5. **Ермаков А.И.** К познанию фауны коротконадкрылых жуков (*Coleoptera, Staphylinidae*) высокогорных районов Северного Урала / **А.И. Ермаков** // Актуальные проблемы биологии и экологии: тез. докл. VI молодеж. науч. конф., Сыктывкар, 14-16 апр. 1999 г. Сыктывкар, 1999. С. 70-71.
6. **Ермаков А.И.** Комплекс герпетобионтных беспозвоночных в высокогорных экосистемах Северного Урала / **А.И. Ермаков** // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии: сб. трудов конф. молодых ученых-экологов урал. региона (2-3 апр. 1999 г.). Екатеринбург, 1999. С. 53-60.
7. **Ермаков А.И.** Кого больше в горной тундре: хищников или фитофагов? / **А.И. Ермаков** // Биосфера и человечество: сб. материалов конф. молодых ученых памяти Н.В. Тимофеева-Ресовского (24-28 апр. 2000 г.). Екатеринбург, 2000. С. 89-93.
8. **Ермаков А.И.** Копрофильные и некрофильные жесткокрылые горного массива Денежкин Камень / **А.И. Ермаков** // Актуальные проблемы биологии и экологии: тез. докл. VII молодеж. науч. конф., Сыктывкар, 18-20 апр. 2000 г. Сыктывкар, 2000. С. 70-71.
9. **Ermakov A.I.** Biodiversity and dynamics of the invertebrates in high alpine nival ecosystems of the Northern Urals / **A.I. Ermakov** // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia. Novosibirsk, August 21-26, 2000. Novosibirsk, 2000. Vol. 3. Section "Diversity of the fauna of North Eurasia", part 1. P. 29-31.
10. **Ермаков А.И.** Исследование комплексов герпетобионтных беспозвоночных в горно-тундровых биоценозах заповедника «Денежкин Камень» / **А.И. Ермаков** // Изучение беспозвоночных животных в заповедниках: сб. науч. тр. М., 2001. С. 11-16.
11. **Ермаков А.И.** К фауне и экологии муравьев (*Hymenoptera, Formicidae*) высокогорных районов Северного Урала / **А.И. Ермаков**, А.В. Гилев, П.Ю. Горбунов // Ис-

- следования эталонных природных комплексов Урала: материалы науч. конф. Екатеринбург, 2001. С. 96-98.
12. **Ермаков А.И.** К фауне и экологии прямокрылых (*Insecta, Orthoptera*) высокогорных экосистем Урала / **А.И. Ермаков** // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий. Оренбург, 2001. С. 215-216.
 13. **Ермаков А.И.** Эколого-фаунистический обзор долгоносикообразных жуков (*Coleoptera, Curculionoidea*) североуральского горного массива Денежкин Камень / **А.И. Ермаков** // Евразият. энтомол. журн. 2002. Т. 1, № 2. С. 229-234.
 14. Гребенников М.Е. Новые данные по малакофауне заповедника «Денежкин Камень» и его окрестностей / М.Е. Гребенников, **А.И. Ермаков** // Труды государственного заповедника «Денежкин Камень». Екатеринбург, 2003. Вып. 2. С. 62-69.
 15. **Ермаков А.И.** Фауна жесткокрылых (*Insecta, Coleoptera*) заповедника «Денежкин Камень» / **А.И. Ермаков** // Труды государственного заповедника «Денежкин Камень». Екатеринбург, 2003. Вып. 2. С. 79-93.
 16. **Ермаков А.И.** Изменение структуры населения жужелиц лесных экосистем под действием токсической нагрузки / А.И. Ермаков // Экология. 2004. № 6. С. 450-455.
 17. **Ермаков А.И.** Биоразнообразие и функциональная роль сапротрофных беспозвоночных в биоценозах горного массива Денежкин Камень (Северный Урал) / **А.И. Ермаков** // Горные экосистемы и их компоненты: тр. междунар. конф., Нальчик, 4-9 сент. 2005 г. Нальчик, 2005. Т. 1. С. 122-125.
 18. **Ермаков А.И.** Таксономическая и зоогеографическая структура сообществ пауков и сенокосцев (*Aranei, Opiliones*) в горах Северного Урала / **А.И. Ермаков**, Т.К. Тунева // Горные экосистемы и их компоненты: тр. междунар. конф., Нальчик, 4-9 сент. 2005 г. Нальчик, 2005. Т. 1. С. 126-131.
 19. Голованова Е.В. Видовой состав дождевых червей (*Lumbricidae*) горного массива Денежкин Камень (Северный Урал) в градиенте высотной поясности / Е.В. Голованова, **А.И. Ермаков** // Горные экосистемы и их компоненты: тр. междунар. конф., 13-18 авг. 2007 г. М., 2007. Ч. 1. С. 165-168.
 20. **Ермаков А.И.** Функциональная роль беспозвоночных-некрофагов в горных биоценозах Северного Урала / **А.И. Ермаков** // Горные экосистемы и их компоненты: тр. междунар. конф., 13-18 авг. 2007 г. М., 2007. Ч. 2. С. 10-15.

Подписано в печать 06.04.2009. Формат 60x84/16. Усл. печ. л. 1,0.
Бумага «Гознак». Тираж 120 экз. Заказ №

Отпечатано в ИПЦ «Издательство УрГУ»
620083, г. Екатеринбург. ул. Тургенева, 4
тел.: (343) 350-56-64