

На правах рукописи

ВЛАДИМИРОВА
Наталья Владимировна

**ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
НАСЕЛЕНИЯ ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARIFORMES: ORIBATIDA)
СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО АЛТАЯ**

Специальность 03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2010

Работа выполнена в лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Равкин Юрий Соломонович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, член-корр. РАН
Стриганова Белла Рафаиловна
(ИПЭЭ РАН, г. Москва)

доктор биологических наук, профессор
Сергеев Михаил Георгиевич
(НГУ, г. Новосибирск)

Ведущее учреждение: Институт водных и экологических
проблем ДВО РАН (г. Хабаровск)

Защита диссертации состоится 20 апреля 2010 года в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 003.033.01 при Институте систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11.

Отзывы на автореферат просим отправлять по адресу: 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11. Диссертационный совет. Факс: (383)2170-973, e-mail: dis@eco.nsc.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института систематики и экологии животных СО РАН.

Автореферат разослан: « » марта 2010 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Л.В. Петрожицкая

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Панцирные клещи (орибатиды) – одна из наиболее разнообразных групп клещей. По современной системе они составляют подотряд Oribatida, отряда Sarcotiformes, надотряда Acariformes (A manual of acarology, 2009). Группа включает около 12 тыс. видов, которые объединены в 45 надсемейств, 181 семейство и 1619 родов современной фауны (Piffel et al, 2003; Subias, 2008). Орибатиды играют существенную роль в почвообразовательных процессах, участвуя в разложении и гумификации растительных остатков. Кроме того, панцирные клещи известны как промежуточные хозяева ленточных червей аноплоцефалат – паразитов домашних и диких млекопитающих, и как переносчики фитопатогенных организмов.

Панцирные клещи перспективны в качестве биоиндикаторов антропогенных и естественных изменений окружающей среды (Гиляров 1970; Криволицкий, 1976а, 1978, 1994; Гордеева, 1978; Сидорчук, 2007; Van Straalen, 1998; Behan-Pelletier, 1999 и др.), а также как возможные «руководящие ископаемые» для торфов и погребенных почв (Криволицкий и др., 1990; Криволицкий, Сидорчук, 2005 и др.). В силу относительной стабильности условий в среде их обитания – почве – орибатиды зачастую остаются «последними реликтами» исходного естественного населения почв при антропогенных изменениях ландшафтов и приобретают особую ценность как модельная группа при решении ряда биогеографических и экологических задач (Криволицкий и др., 1995).

Исследования пространственной неоднородности населения почвенных организмов проводят давно, но не потеряли актуальности и в настоящее время (Криволицкий, 2004; Покаржевский, 2007; Покаржевский и др., 2007 и др.). Результаты их используют для оценки состояния популяций почвенных животных, их роли в почвенных процессах, степени загрязнения почв и выделения территорий, необходимых для охраны биоразнообразия. Неоднородность пространственного распределения почвенных организмов – одна из важнейших характеристик их реакции на факторы окружающей среды. Многочисленные исследования показывают, что пространственное распределение почвенных животных различается на разных уровнях разрешения: исследуемого локального участка, биогеоценоза, ландшафта или региона (Зайцев, 2001, 2008; Zaitsev, Wolters, 2006; Покаржевский и др., 2007 и др.). Для каждого уровня отмечены специфические особенности пространственного распределения почвенных животных в зависимости от физико-химических условий и биотических параметров почв, физико-географических, исторических и других условий среды. Кроме того, выделены некоторые факторы, действующие на почвенную биоту в том или ином масштабе. В связи с этим изучение пространственного распределения панцирных клещей представляет определенный эколого-географический интерес как в общем, так и конкретно в Северо-Восточном Алтае. На этой территории проведены комплексные ландшафтно-зоогеографические исследования (Северо-Восточный Алтай..., 2009). В качестве традиционных объектов служили позвоночные животные (Равкин, 1967, 1973; Лукьянова, 1980; Граждан, Торопов, Веряскина, 1999; Цыбулин, 2009). Из беспозвоночных животных в регионе изучены иксодовые клещи и блохи мелких млекопитающих, дневные бабочки, муравьи, жуки и хортобионты (Дроздова, 1967; Сапегина, 1967; Сапегина, Равкин, 1967; Лукьянова, Сапегина, 1980; Малков, 1999, 2002; Чеснокова, Омельченко, 2004; Чеснокова, 2006; Иванов, Дудко, 2006; Иванов, 2007; Пономарева и др., 2007, 2008). Эти работы выполнены в среднем масштабе на уровне ландшафт-

ного урочища с использованием общих подходов и методов обработки данных, принятых в рамках направления, получившего название факторной зоогеографии (Равкин, 1989; Равкин, Ливанов, 2008). Полученные результаты о пространственном распределении панцирных клещей позволяют дополнить сформированные ранее представления об особенностях освоения пространства различными группами животных. Значимость подобных среднемасштабных, но широких по охвату исследований возрастает в связи с необходимостью комплексного изучения биосферы, выявления причин и закономерностей, определяющих ее неоднородность.

Цель и задачи исследования. Цель диссертационного исследования заключается в выявлении особенностей пространственной неоднородности населения панцирных клещей на территории Северо-Восточного Алтая и оценке зависимости изменения облика их сообществ от факторов среды. Для достижения цели поставлены следующие задачи.

1. Выявить видовой состав населения панцирных клещей и особенности распределения высших поровых орибатид.
2. Описать территориальные изменения плотности населения и таксономического богатства орибатид в зависимости от высотной поясности и ландшафтной неоднородности среды.
3. Выявить пространственно-типологическую структуру населения орибатид и основной набор факторов, ее определяющих.
4. Оценить силу и общность связи пространственной неоднородности населения орибатид с основными структурообразующими факторами.

Научная новизна работы. При выполнении диссертационного исследования впервые получены сведения о видовом составе и особенностях пространственного распределения панцирных клещей на территории Северо-Восточного Алтая. Выявлено 179 видов орибатид, относящихся к 101 роду и 48 семействам. Описано два новых для науки вида (Grishina, Vladimirova, 2009). Для фауны России впервые зарегистрировано два вида, для российской части Алтая – 49 видов. Установлены основные особенности распределения орибатид по ландшафтным урочищам и высотным поясам Северо-Восточного Алтая. В результате анализа собранного материала выявлена пространственно-типологическая структура и организация населения орибатид и дана количественная оценка силы и общности связи территориальной неоднородности населения с изменчивостью факторов среды. Представлено картографическое отображение территориальной изменчивости населения панцирных клещей. Проведен сравнительный анализ особенностей освоения пространства орибатидами и другими группами животных, ранее обследованными на территории провинции.

Практическое значение. Полученные материалы переданы в банк данных коллективного пользования лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН. Они могут быть использованы при составлении кадастра почвенной фауны России. Кроме того, эти данные позволяют оценить численность (запас) почвенных организмов и рассчитать ущерб животному миру при проведении эколого-экономических экспертиз хозяйственных проектов, провести индикацию степени антропогенного влияния на естественные экосистемы.

Апробация работы. Результаты исследований доложены и обсуждены на VII Межрегиональном совещании энтомологов Сибири и Дальнего Востока «Энтомо-

логические исследования в Северной Азии» (Новосибирск, 2006), V Всероссийской научно-практической конференции «Проблемы науки и образования в педагогических вузах» (Новосибирск, 2008), XV Всероссийском совещании по почвенной зоологии (Москва, 2008), II Всероссийской конференции «Биогеография почв» (Москва, 2009) и Всероссийской научно-практической конференции с участием зарубежных ученых «Экология, эволюция и систематика животных» (Рязань, 2009).

Публикации. По результатам исследований опубликовано 6 работ, в том числе 1 в журнале, рекомендованном ВАК РФ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, перечня использованной литературы и приложения, представленного списком видов панцирных клещей Северо-Восточного Алтая и таблицами по обилию семейств всех орибатид и видов высших поровых в ландшафтных урочищах исследованной территории. Работа изложена на 172 страницах текста, содержит 10 таблиц и 21 рисунок. Список литературы включает 201 источник, в том числе 39 на иностранных языках.

Благодарности. За помощь в выполнении работы, ценные замечания и предложения соискатель выражает глубокую благодарность научному руководителю д.б.н., профессору Ю.С. Равкину и к.б.н. Л.Г. Гришиной, за обучение определению панцирных клещей, проверки правильности их видовой принадлежности, а также ценные советы при анализе полученных результатов и постоянную поддержку. Автор благодарен к.б.н. Е.В. Слепцовой за предоставленный материал по 2002 г., И.Э. Смелянскому и д.б.н. Б. Баяртогтоху, участвовавшим в определении отдельных видов орибатид, к.б.н. С.Б. Иванову, к.б.н. И.И. Марченко и И.Е. Владимирову за помощь при проведении полевых работ, Л.В. Писаревской и И.Н. Богомоловой за ознакомление с особенностями работы с программным пакетом банка данных лаборатории зоологического мониторинга и Н.А. Поздняковой за техническую помощь при разборе материалов 2007 г. Картографические работы выполнены при участии И.Е. Владимирова. Автор искренне благодарен всем сотрудникам лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН, оказывавшим в процессе работы постоянную поддержку, а также к.г.н. Е.А. Сидорчук за ценные замечания, высказанные в процессе выполнения и написания диссертационной работы.

ГЛАВА 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА РАБОТ

В главе на основе литературных источников (Самойлова, 1976; Куминова, 1960; Огуреева, 1980; Селегей В., Селегей Т., 1978; Алтайский край, 1978; Северо-Восточный Алтай..., 2009) дана краткая физико-географическая характеристика района работ. В исследовании для Северо-Восточного Алтая приняты границы по Г.С. Самойловой (1976).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование выполнено в рамках факторного направления в зоогеографии (Равкин, 1989; Равкин, Ливанов, 2008), одной из главных задач которого является выявление основных факторов среды, определяющих пространственную структуру животного населения, и оценка силы и общности связи их с неоднородностью сообществ.

2.1. Места и сроки полевых работ, объем собранных материалов

Материалом для настоящей работы послужили сборы панцирных клещей, выполненные в 2002, 2006 и 2007 гг. (июнь, август). Учеты проведены в высотном ряду ландшафтов на разрезе от лесостепных предгорий, через низкогорные и среднегорные леса и редколесья до высокогорных тундр на абсолютных высотах от 200 до 2500 м над уровнем моря. Обследовано 31 местообитание в ранге ландшафтного урочища. В 2002 г. материал собран Е.В. Слепцовой. В 2006 и 2007 гг. те же самые ландшафтные урочища обследованы соискателем.

Население панцирных клещей лесостепного пояса изучено в окрестностях с. Нижняя Ненинка Солтонского района Алтайского края в полях, лугах в сочетании с перелесками и ивняками, низинных закустаренных болотах и поселках. На границе лесостепного и лесного поясов, в окрестностях с. Сайдып того же района исследованы сообщества березово-осиновых и березово-сосновых лесов. В пределах лесных низкогорий обследовано больше местообитаний, основная часть которых расположена в окрестностях с. Кебезень Турочакского района Республики Алтай (черневая тайга, светлохвойно-мелколиственные леса, луга-залежи, облесенные болота и поселки). В окрестностях с. Верх-Бийск того же района учеты проведены в березово-осиновых лесах по вырубкам и около кордона Суучак – в березово-осиновых лесах по гарям. На территории Алтайского государственного заповедника в окрестностях поселка Яйлю обследованы сосново-березовые леса, около кордона Беле – лиственнично-березовые. Население орибатид темнохвойно-таежных среднегорий изучено в окрестностях кордона Обога, где сборы проведены в березово-осиновых и березово-еловых лесах, пихтово-кедровой, елово-пихтово-кедровой тайге и на зарастающих вырубках. Кедровая тайга верхней части среднегорий и в пределах субальпийского редколесного среднегорья – редколесья с лугами и ерниками, а также с ерниками по скалам обследованы в окрестностях горы Арча и Эвричала (хребет Алтын-Ту). В ерниковых и мохово-лишайниковых высокогорьях сборы проведены на вершине горы Арча.

За весь период исследования собрано 1490 почвенных проб. Из них извлечено около 98 тыс. экземпляров имаго клещей и изготовлено более 3000 препаратов.

2.2. Методы сбора и обработки материалов

При сборе материала, транспортировке, выгонке панцирных клещей из проб и их фиксации использованы общепринятые методы (Гиляров, 1975; Криволицкий и др., 1995). В 2002 г. взято от 10 до 18 проб в каждом из ландшафтных урочищ. Пробы подстилки и почвы (0-5 см) брали цилиндрическим буром объемом 0,125 дм³. В 2006 и 2007 гг. в тех же местообитаниях взято по 20 стандартных почвенных проб: 10 подстилочных и 10 почвенных. Лишь в полях и лугах-залежах, где отсутствует подстилка, взяты только пробы почвы. Пробы подстилки брали на всю ее глубину рамкой 10×10 см. Почвенные образцы взяты буром. Продолжительность выгонки орибатид составляла 5-15 дней до полного высыхания образца. В дальнейшем спиртовой материал разбирался под микроскопом МБС-10. Для определения клещей изготавливали постоянные препараты с использованием жидкости Фора. Определяли клещей до вида в проходящем свете под микроскопами МБИ-15 и AxioScore 40 (Zeiss).

Определение таксономической принадлежности панцирных клещей проведено по определителям (Определитель..., 1975; Павличенко, 1994; Сергиенко, 1994; Weigmann, 2006), описаниям новых видов (Гришина, 1980, 1982; Шалдыбина, 1977;

Шалдыбина, Гришина, 1987; Гордеева, Гришина, 1991; Krivoluckij, 1971; Miko, Weigmann, 1996; Bayartogtokh, Aoki, 1998a, б, 1999a, б; Bayartogtokh, Grobler, Cobanoglu, 2000; Bayartogtokh, 2000, 2001, 2003 и др.) и материалам коллекции орибатид Сибирского зоологического музея ИСиЭЖ СО РАН. Список видов орибатид составлен по G. Weigmann (2006) с некоторыми изменениями (Subias, 2008; Norton, Behan-Pelletier, 2009). В ряде случаев использованы дополнительные литературные данные, посвященные отдельным видам и таксонам более высокого ранга (Weigmann, Miko, Nannelli, 1993; Bayartogtokh, Aoki, 2000; Piffil et al, 2003 и др.).

Орибатиды в сборах 2002 г. определены до вида. Эта работа проведена совместно с Л.Г. Гришиной и длилась более года. Ввиду чрезвычайной обширности собранного материала 2006 г. было невозможно определить всех собранных клещей, поэтому до семейства определены все орибатиды, а до вида лишь высшие поровые (Brachyruina, Poronota). Эта группа составляет примерно 1/3 часть в классификационной системе панцирных клещей (Weigmann, 2006; Subias, 2008; Norton, Behan-Pelletier, 2009), считается наиболее продвинутой в эволюционном плане и характеризуется значительным разнообразием видовых таксонов в пределах родов и семейств. В 2007 г. определение таксономической принадлежности орибатид проведено до уровня семейства. Плотность населения рассчитана как среднее значение за 2002, 2006 и 2007 гг. Показатели обилия рассчитаны по этим средним по доле видов и семейств в показателях за 2002 и 2006 гг.

Обилие орибатид пересчитано на 1 м². Для нивелировки годовых колебаний результатов учета, проведенных за три года и в разные месяцы (июнь и август), рассчитаны среднесезонные показатели обилия за этот период. В итоге использованы все данные, собранные в целом при одинаковом наборе сроков проведения работ, что увеличивает сопоставимость собранных материалов в условиях значительных отличий в численности панцирных клещей внутри летнего сезона и по годам.

Все расчеты выполнены с использованием программного обеспечения банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН. При классификации населения панцирных клещей и видов высших поровых орибатид по сходству распределения использованы методы многомерного факторного анализа, традиционно применяемые в подобных работах (Куперштох, Трофимов, 1974, 1975; Трофимов, 1976, 1978; Равкин, Куперштох, Трофимов, 1978; Трофимов, Равкин, 1980; Равкин, 1984). Классификация видов высших поровых орибатид по сходству распределения составлена с помощью алгоритма факторной классификации – качественного аналога факторного анализа и метода главных компонент. В качестве меры сходства взят нецентрированный коэффициент линейной корреляции, более чувствительный к широте распространения, чем обычный коэффициент корреляции, реагирующий больше на максимальные значения. Для классификации населения и выявления его структуры использован тот же метод, что и при анализе распределения видов. В качестве меры сходства сообществ взят коэффициент Жаккара (Jaccard, 1902) для количественных признаков (Наумов, 1964). Граф сходства, отображающий структуру изменения сообществ, построен методом корреляционных плеяд (Терентьев, 1959) по матрице средних коэффициентов сходства вариантов населения орибатид, относящихся к таксонам классификации сообществ того или иного ранга. Классификации и построение графов служат для выявления основных трендов в населении и определяющих их факторов среды. Оценка силы и общности связи пространственных изменений сообществ и определяющих их факторов проведена с помощью качественной линейной аппроксимации матриц связи – качественно-

го аналога регрессионной модели (Куперштох и др., 1978). Показателем информативности служила доля учтенной (объясненной) дисперсии (суммы квадратов отклонения от среднего по всей матрице) матрицы коэффициентов сходства сообществ или множественный коэффициент корреляции.

По результатам кластерного анализа составлены карты, отображающие пространственную неоднородность населения панцирных клещей исследуемой территории и распределение видов высших поровых орибатид. В качестве картографической основы взят электронный вариант карты местообитаний Северо-Восточного Алтая в масштабе 1:1 250 000 (Северо-Восточный Алтай..., 2009).

2.3. Основные термины и понятия

В разделе рассмотрено содержание основных терминов и понятий, использованных в работе. Определения приводятся по работам Л.С. Берга (1936), А.Г. Воронова (1963), Ю.С. Равкина, (1984), В.Г. Мордковича и др. (2002), Е.С. Равкина, Ю.С. Равкина (2005), Ю.С. Равкина, С.Г. Ливанова (2008).

ГЛАВА 3. ФАУНИСТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ

В пределах изученной территории к настоящему моменту обнаружено 179 видов панцирных клещей, принадлежащих к 101 роду, 48 семействам и 29 надсемействам. Группа высших поровых орибатид представлена 93 видами из 43 родов и 17 семейств. По сборам описано два новых для науки вида: *Neoribates borealis* Vladimirova, 2009 и *Neoribates sibiricus* Vladimirova, 2009 (Grishina, Vladimirova, 2009). Впервые для фауны России найдено два вида. Учитывая литературные данные (Гришина, 1970а; 1978; Криволицкий и др., 1995; Андриевский и др., 2002), общий список панцирных клещей российской части Алтая в настоящее время представлен 230 видами, 49 из которых ранее не отмечалось на этой территории.

Большинство найденных на Северо-Восточном Алтае видов орибатид характеризуются широким распространением – космополитным, голарктическим или палеарктическим (Криволицкий и др., 1995; Паньков и др., 1997; Рябинин, Паньков, 2002; Гришина, 2004; Биоразнообразие..., 2004; Гришина, Кноп, 2004; Balogh, 1972; Karppinen, Krivolutsky, 1982; Golosova et al., 1983; Marshall et al., 1987; Weigmann, 2006; Subias, 2008). Голарктические виды составляют более трети от общего списка орибатид, палеарктические – половину его. Большинство из них – транспалеаркты. Всесветное распространение имеют 15 видов.

В отдельных поясах в пределах высотного профиля проанализировано видовое богатство (ВБ) группы высших поровых орибатид по разным фаунистическим параметрам. По В.Г. Мордковичу и др. (2002) это: уровень ВБ – абсолютное суммарное число видов, достоверно зарегистрированное в рамках определенного территориального выдела за стандартизированный промежуток времени; концентрация ВБ – доля видового богатства конкретного территориального выдела от общего ВБ более обширного региона, частью которого является первый; потенциал ВБ – отношение числа видов к числу родов того или иного таксона биоты в рамках определенного региона; оригинальность ВБ – доля в составе определенной фауны видов, встречающихся только в конкретном выделе обширного региона. Уровень ВБ высших поровых орибатид наиболее высок в предгорно-низкогорном лесном подпоясе (табл. 1). В предгорном лесостепном он значительно ниже. По направлению вверх от предгорно-низкогорного лесного подпояса уровень ВБ последовательно снижается. Аналогично изменяются и показатели концентрации и потенциала ВБ. В зо-

нальных ландшафтах Западно-Сибирской равнины, по данным Л.Г. Гришиной (Мордкович и др., 2002), потенциал ВБ также наиболее высок в лесной зоне. Уровень и концентрация ВБ имеют максимальную величину в лесостепной зоне, что объясняется большим, по сравнению с Северо-Восточным Алтаем, разнообразием в ней естественных местообитаний. Изменения оригинальности ВБ по высотным поясам и широтным зонам также сходны. На Северо-Восточном Алтае она выше в лесостепном предгорном поясе, где встречен ряд степных видов. На Западно-Сибирской равнине именно в степной зоне отмечен наивысший показатель оригинальности ВБ. Прослеживается аналогия и при сопоставлении сообществ высокогорных тундровых ландшафтов Северо-Восточного Алтая и тундровой зоны Западно-Сибирской равнины, где оригинальность фауны по сравнению с лесным среднегорным подпоясом и таежной зоной заметно увеличивается. В целом, наличие в предгорно-низкогорном лесном подпоясе Северо-Восточного Алтая наивысших значений по трем параметрам видового богатства (уровень, концентрация и потенциал) и высокого значения по четвертому (оригинальность) свидетельствует о наиболее благоприятных здесь условиях существования орибатид.

Таблица 1

Видовое богатство высших поровых панцирных клещей Северо-Восточного Алтая (2002, 2006 и 2007 гг.)

Параметр ВБ	Пояс, подпояс					Всего
	предгорный лесостепной	предгорно-низкогорный лесной	среднегорный лесной	среднегорный подгольцовый	высокогорный гольцовый	
Число семейств	14	15	12	10	10	17
Число родов	27	33	28	16	15	43
Число видов	41	72	48	23	20	93
Число оригинальных видов	11	17	3	0	2	–
Концентрация ВБ, %	44,1	77,4	51,6	24,7	21,5	–
Потенциал ВБ	1,5	2,2	1,7	1,4	1,3	2,2
Оригинальность ВБ, %	26,8	23,6	6,3	0	10	–

ГЛАВА 4. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВЫСШИХ ПОРОВЫХ ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ

4.1. Классификация видов по сходству распределения

Пространственное распределение видов высших поровых панцирных клещей, отмеченных на территории Северо-Восточного Алтая по данным 2002 и 2006 гг., в обобщенном виде отражено классификационной схемой. Она служит для выявления тенденций в распределении видов орибатид и упорядочения представлений о факторах среды и природных режимах, коррелирующих с видовой специфичностью в выборе местообитаний. Использованный термин «предпочитающие» соответствует видам, имеющим максимальное перекрытие показателей обилия в местообитаниях с наибольшей численностью (Равкин, 1984).

1. Предгорный лесолуговой тип предпочтения.

Виды, предпочитающие:

1.1 – долинныи луга-ивняки (*Peloptulus* cf. *gibbus*, *Achipteria coleoptrata*, *Punctoribates* sp., *Peloribates pilosus*);

1.2 – склоновые и долинныи луга в сочетании с перелесками и ивняками (*Tectoribates ornatus*, *Ceratozetes peritus*, *C. sellnicki*, *Punctoribates sphaericus*, *Protoribates capucinus*, *Hemileius montanus*).

2. Предгорный болотный тип предпочтения.

Виды, предпочитающие предгорные закустаренные низинные болота (*Bipassalozetes* (*B.*) *rugosus*, *Anachipteria howardi*, *Galumna obvia*, *Galumna* sp., *Pilogalumna tenuiclava*, *Heterozetes palustris*, *Zetomimus* sp., *Punctoribates manzanoensis*, *P. sellnicki*, *Neoribates borealis*).

3. Низкогорно-среднегорный хвойно-мелколиственно-лесной тип предпочтения с проникновением на низкогорные болота, в предгорные поселки и леса.

Виды, предпочитающие:

3.1 – предгорные и низкогорные березово-осиновые леса (*Ceratozetes* sp₂);

3.2 – предгорные поселки (*Trichoribates incisellus*, *Protoribates lophothrichus*);

3.3 – низкогорные березово-сосновые, лиственнично-березовые и березово-осиновые леса (*Eupelops occultus*, *Oribatella reticulata*, *Galumna lanceata*, *Pergalumna nervosa*, *Ceratozetoides cisalpinus*, *Schelorbates laevigatus*, *S. latipes*, *Oribatula tibialis*);

3.4 – низкогорные сосново-березовые леса нормальной полноты (*Chamobates* (*Xiphobates*) sp., *Oribatula pallida*);

3.5 – низкогорные сосново-пихтово-березовые и сосново-березовые леса нормальной полноты (*Scutozetes lanceolatus*, *Oribatella byzovae*, *O. calcarata*, *Chamobates* (*C.*) *cuspidatus*);

3.6 – низкогорные березово-осиновые леса по гарям (*Eupelops tardus*, *Achipteria nitens*, *Kunstella foveolata*, *Galumna zachvatkini*, *Pergalumna willmanni*, *Fuscozetes pseudosetosus*);

3.7 – низкогорные болота (*Parachipteria bella*, *Punctoribates grishinae*, *Phauloppia* sp.);

3.8 – низкогорные болота и среднегорные вырубкн (*Eupelops plicatus*, *Parachipteria willmanni*, *Tegoribates latirostris*, *Umbellozetes fuscus*, *Liebstadia similis*);

3.9 – среднегорные березово-осиновые леса (*Oribatella quadricornuta*, *Ceratozetes* sp₁, *Neoribates sibiricus*);

3.10 – среднегорные березово-еловые долинныи леса (*Licneremaeus licnophorus*, *Lepidozetes conjunctus*, *Galumna rossica*, *Diapterobates oblongus*, *Oromurcia bicuspidata*).

4. Низкогорный сосново-боровой тип предпочтения.

Виды, предпочитающие сосновые леса (*Lepidozetes latipilosus*).

5. Низкогорный разреженно-лесной тип предпочтения.

Виды, предпочитающие разреженные леса:

5.1 – сосново-березовые (*Peloptulus* cf. *denticuspidatus*, *Chamobates* (*C.*) cf. *pusillus*);

5.2 – лиственнично-березовые (*Scutovertex* sp., *Chamobates* (*C.*) *borealis*, *Haplozetes vindobonensis*).

6. Низкогорный сосново-березово-лесной прителецкий тип предпочтения.

Виды, предпочитающие сосново-березовые леса по берегам Телецкого озера (*Oribatella* (*Fenestrobates*) sp., *Hemileius initialis*).

7. Низкогорный дигрессионный тип предпочтения.

Виды, предпочитающие луга-залежи и пойменные ивняки (*Trichoribates trimaculatus*).

8. Низкогорно-среднегорный таежный тип предпочтения.

Виды, предпочитающие:

8.1 – низкогорную осиново-пихтовую черневую тайгу (*Eupelops acromios*, *E. torulosus*, *Lepidozetes* sp., *Ceratozetes gracilis*, *Diapterobates dubinini*, *Sphaerozetes orbicularis*, *Globozetes longipilus*, *Liebstadia* cf. *pannonica*, *Hemileius* sp., *Zygoribatula exilis*);

8.2 – среднегорную елово-пихтово-кедровую тайгу (*Diapterobates reticulatus*, *Chamobates (Xiphobates) voigtsi*, *Neoribates aurantiacus*, *Topobates humeralis*).

9. Среднегорно-высокогорный ерниково-редколесный тип предпочтения.

Виды, предпочитающие:

9.1 – среднегорные редколесья с лугами и ерниками (*Parachipteria punctata*, *Diapterobates* sp.);

9.2 – высокогорные ерниковые тундры (*Ghilarovizetes obtusus*, *Liebstadia pannonica*).

10. Среднегорно-высокогорный петрофильно-тундровый тип предпочтения.

Виды, предпочитающие среднегорные редколесья с ерниками по скалам и высокогорные каменистые тундры (*Lepidozetes singularis*, *Diapterobates sitnikovae*, *D. variabilis*, *Mycobates bicornis*, *M. monodactylus*, *Neoribates gracilis*, *Phauloppia rauschenensis*).

Согласно классификации, большая часть видов отнесена к низкогорно-среднегорному хвойно-мелколиственно-лесному типу предпочтения, проникающему на низкогорные болота, в предгорные поселки и леса (42%), меньшая часть – к низкогорно-среднегорному таежному (15%) и предгорному лесолуговому и болотному типам (по 11%). Почти в полтора раза меньше видов отмечено для петрофильно-тундрового среднегорно-высокогорного типа предпочтения (8%). Меньше всего видов свойственно для низкогорного разреженно-лесного типа предпочтения, среднегорно-высокогорного ерnikово-редколесного и низкогорного сосново-березово-лесного прителецкого (соответственно 5, 4 и 2%).

К предгорному лесолуговому типу предпочтения относится 10 видов. Исключительно в лесостепных предгорьях встречены *Peloribates pilosus* и *Tectoribates ornatus*. Виды *Peloptulus* cf. *gibbus*, *Achipteria coleoptrata*, *Punctoribates sphaericus*, *Protoribates capucinus* и *Hemileius montanus* отмечены и в низкогорных местообитаниях. Только один вид – *Ceratozetes sellnicki* распространен от предгорий до высокогорий включительно. *Ceratozetes peritus* распространен до среднегорной тайги. Предгорный болотный тип предпочтения характерен для 10 видов. Из них *Anachipteria howardi*, *Galumna* sp., *Heterozetes palustris* и *Punctoribates sellnicki* отмечены только в указанном ландшафте, а *Pilogalumna tenuiclava*, *Punctoribates manzanoensis* и *Neoribates borealis* встречаются и в низкогорных хвойно-мелколиственных лесах. К низкогорно-среднегорному хвойно-мелколиственно-лесному типу предпочтения, проникающему на низкогорные болота, в предгорные поселки и леса отнесено наибольшее число видов (39). При этом только пять из них: *Lepidozetes conjunctus*, *Galumna rossica*, *Pergalumna willmanni* и *Oribatula tibialis* встречаются во всех обследованных ландшафтных урочищах. Кроме того, 15 видов отмечено в местообитаниях, как правило, трех-четырех смежных поясов. *Eupelops occultus*, *E. tardus*, *Pergalumna nervosa*, *Ceratozetes* sp_{2.}, *Diapterobates oblongus*, *Trichoribates incisellus* и *Oribatula pallida* распределены от предгорной лесостепи до среднегорной тайги, *Tegoribates latirostris*, *Galumna lanceata*, *Scheloribates latipes* и *Liebstadia similis* – до подгольцовых редколесий. Вид *Kunstella foveolata* встречается от низкогорных лесов до подгольцовых редколесий, а *Eupelops plicatus*, *Parachipteria bella* и *Neoribates sibiricus* – до высокогорных тундр. Низкогорный разреженно-лесной тип предпочтения характерен для пяти видов. Из них *Scutovertex* sp., *Peloptulus* cf. *denticuspidatus*, *Chamobates (C.)* cf. *pusillus* и *C. (C.) borealis* встречаются только в предпочитаемых низкогорных разреженных лесах, а *Haplozetes vindobonensis* распространен от предгорий до низкогорий. Из видов, отнесенных к сосново-березово-лесному прителецкому типу предпочтения, *Oribatella (F.)* sp. встречается только в сосново-березовых лесах по берегам Телецкого озера. *Hemileius initialis* отмечен кроме того в предгорных и низкогорных антропогенно нарушенных ландшафтах. К низкогорно-

среднегорному таежному типу преференции относится 14 видов. Только один из них – *Diapterobates reticulatus* распространен от низкогорий до высокогорий включительно. *Eupelops torulosus*, *Lepidozetes* sp., *Diapterobates dubinini*, *Globozetes longipilus*, *Liebstadia* cf. *pannonica* и *Hemileius* sp. отмечены только в низкогорных местообитаниях, а *Chamobates* (X.) *voigtsi* и *Topobates humeralis* – только в среднегорных. Остальные виды встречаются как в низкогорных, так и среднегорных местообитаниях. Среднегорно-высокогорный ерниково-редколесный тип преференции характерен для четырех видов. Из них *Ghilarovizetes obtusus* и *Liebstadia pannonica* отмечены только в высокогорных ерниковых тундрах, а *Diapterobates* sp. встречается как в лесных, так и подгольцовых среднегорьях. Вид *Parachipteria punctata* кроме подгольцовых редколесий отмечен в низкогорной черневой тайге и высокогорных ерниковых тундрах. К среднегорно-высокогорному петрофильно-тундровому типу преференции отнесено семь видов. При этом только четыре из них: *Lepidozetes singularis*, *Mycobates bicornis*, *Diapterobates variabilis* и *Phauloppia rauschenensis* распределены от низкогорий до высокогорий включительно.

Одним видом представлены низкогорный сосново-беровой и дигрессионный типы преференции. Кроме того, в каждом высотном поясе имеются единичные местообитания, не предпочитаемые ни одним из отмеченных видов. К ним относятся предгорные поля, низкогорные поселки, среднегорная пихтово-кедровая и кедровая тайга и высокогорные мохово-лишайниковые тундры. То есть, в данных местообитаниях ни один из видов не достигает максимального обилия из-за их распаханности или дефицита тепла вследствие затененности и/или высокогорных условий.

Полученная классификация отображает высокую степень своеобразия в предпочтении местообитаний орибатидами на Северо-Восточном Алтае. Количество слабо пересекающихся типов преференции у этих животных значительно превышает таковое у большинства других беспозвоночных, ранее изученных на этой территории. Характер распределения орибатид в наибольшей степени зависит от тепло- и влагообеспеченности, связанной с абсолютными высотами местности и через затенение с составом лесообразующих пород. Мозаичность встречаемости отдельных видов обусловлена экологическими особенностями орибатид и разнообразием экологических ниш в каждом из местообитаний. Устойчивая влажность, обилие и разнообразие разлагающихся растительных остатков в лесных ландшафтах создают благоприятную среду для существования и развития панцирных клещей. Кроме того, оказывает влияние заболоченность, заливание в половодье и антропогенная трансформация растительности.

4.2. Типичные представители таксонов классификации по сходству распределения

В разделе приведены данные о пространственном распределении и обилии 22 видов высших поровых орибатид, характерных представителей каждого из таксонов приведенной выше классификации

ГЛАВА 5. ОСОБЕННОСТИ ВЫСОТНО-ПОЯСНОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ НАСЕЛЕНИЯ ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ

Изменениям *плотности населения (суммарного обилия)* орибатид по высотным поясам свойственны небольшие перепады значений (рис. 1 А). Наибольшее суммарное обилие характерно для лесного предгорно-низкогорного подпояса, несколько меньшее оно в лесных среднегорьях. Вверх и вниз от лесного пояса

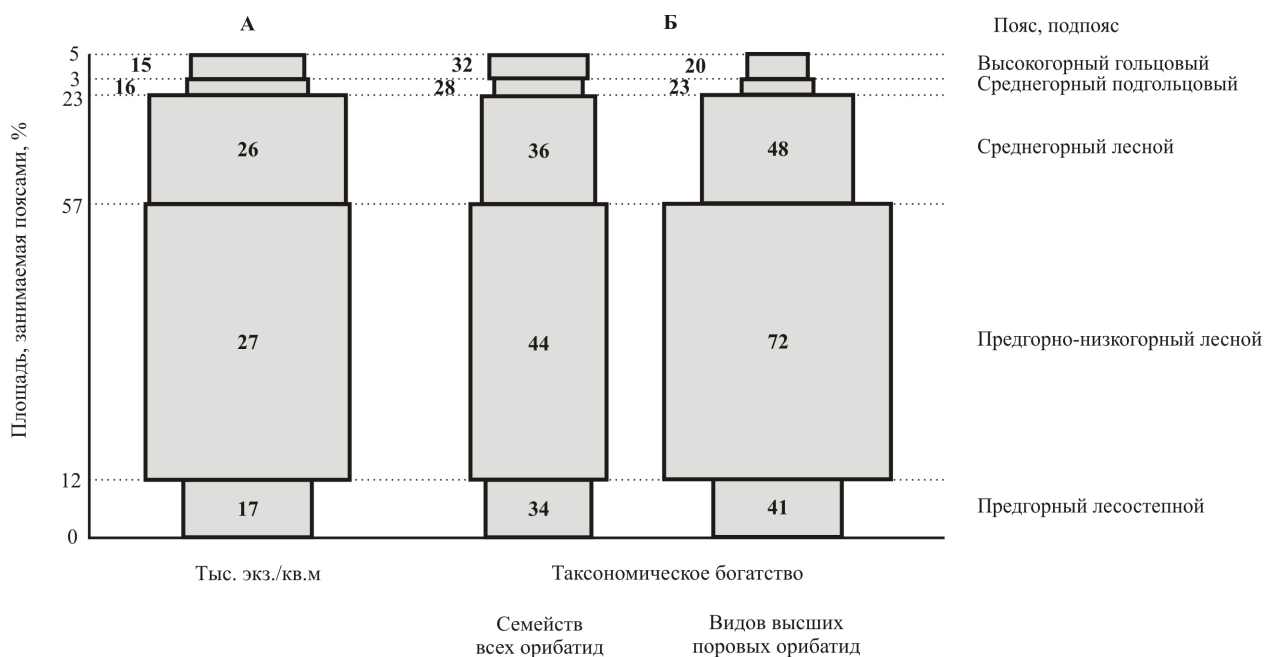


Рис. 1. Высотно-поясные изменения плотности (А) и таксономического богатства (Б) населения панцирных клещей Северо-Восточного Алтая (2002, 2006 и 2007 гг.).

значения плавно уменьшаются. Суммарное обилие орибатид зависит от гидротермического режима, то есть соотношения тепла и влаги, которое оптимально в низкогорьях. С уменьшением и увеличением абсолютных высот местности он становится менее благоприятным для орибатид из-за дефицита тепла с подъемом и влажности в предгорьях. Кроме того, на плотность населения влияет и антропогенная трансформация растительности. В предгорном лесостепном поясе суммарное обилие невелико. При подъеме в горы от лесного пояса к среднегорному подгольцовому происходит наиболее резкое уменьшение плотности населения орибатид, а в высокогорном гольцовом поясе она минимальна. Таким образом, отличия в плотности населения орибатид соответствуют ромбовидному типу изменений, характерному для хортобионтов и позвоночных животных, за исключением земноводных (Пономарева и др., 2008; Северо-Восточный Алтай..., 2009). У других беспозвоночных животных плотность населения по высотным поясам изменяется чаще по пирамидальному типу, то есть показатели убывают с увеличением абсолютных высот местности. Закономерные и значительные отклонения от этого типа отмечены только у дневных бабочек и, отчасти, у иксодовых клещей и блох, которых несколько больше в подгольцовых среднегорьях, чем в лесных. Это обусловлено меньшей по сравнению с темнохвойно-таежными лесами затененностью редколесий и, как следствие, лучшим прогреванием приземного слоя.

В зависимости от типа почв, растительности, запаса органических остатков, влажности, температуры и других факторов среды плотность населения панцирных клещей в различных местообитаниях Северо-Восточного Алтая варьирует в пределах 4500-43000 экз./м². Эти показатели сравнимы с результатами учетов орибатид в высотных поясах Центрального Алтая – 2200-35000 экз./м² (Гришина, 1973а), Восточного Тянь-Шаня – 3200-37000 экз./м² (Второв, Криволицкий, 1968; Злотин, Криволицкий, 1969), Карпат – 3900-37000 экз./м² (Меламуд, 1988), Высокогорного Дагестана – 3000-36000 экз./м² (Штанчаева, 2003), Монголии – 12000-43000 экз./м² (Баяртогтох, 2007), Кавказа – 2200-50200 экз./м² (Мурванидзе, Квавадзе, 2007).

При рассмотрении высотно-поясных изменений *таксономического богатства* панцирных клещей в почвах Северо-Восточного Алтая прослеживается тенденция, сходная с выявленной по плотности (рис. 1 Б). С переходом от лесостепных предгорий к лесным низкогорьям число семейств всех орибатид и видов высших поровых возрастает, достигая максимальной величины. Дальнейший подъем к лесным, а затем к подгольцовым среднегорьям и гольцовым высокогорьям сопровождается снижением таксономического богатства. Имеются небольшие отклонения от неуклонности этих изменений по семействам всех орибатид, которых в гольцовом поясе несколько больше, чем в подгольцовой. Это, скорее всего, связано с большим разнообразием экологических ниш в гольцах. Ранее это было отмечено для орибатид гор Монголии (Баяртогтох, 2007) и дневных чешуекрылых Северо-Восточного Алтая. Характер изменений числа семейств всех панцирных клещей по высотным поясам более плавный, чем числа видов высших поровых орибатид. В целом, в изменении таксономического богатства панцирных клещей по высотным поясам прослеживается общая тенденция, характерная для большинства изученных на данной территории групп беспозвоночных и всех наземных позвоночных животных (Пономарева и др., 2008; Северо-Восточный Алтай..., 2009).

Выделены комплексы *лидирующих по обилию видов* высших поровых орибатид, состав и соотношение которых варьирует по разным высотным поясам Северо-Восточного Алтая (табл. 2). Не встречено ни одного вида, который входил бы в число лидеров во всех высотных поясах. Общими лидерами по обилию для лесостепного предгорного и лесного предгорно-низкогорного поясов оказались два вида: *Scheloribates latipes* и *Ceratozetes sellnicki*, причем первый из них как лидер встречается до лесных среднегорий включительно. Эти виды чрезвычайно эврибионтны, относятся к неспециализированной жизненной форме (Криволицкий и др., 1995), то есть обитают как в подстилке, так и почве. Доля *Scheloribates latipes*

Таблица 2

Лидирующие виды высших поровых орибатид по высотным поясам Северо-Восточного Алтая (2002, 2006 и 2007 гг.)

Пояс, подпояс	Лидер	Среднее обилие, тыс. экз./м ²	Доля, %
Предгорный лесостепной	<i>Ceratozetes sellnicki</i>	1,5	23
	<i>Scheloribates latipes</i>	1,4	21
	<i>Punctoribates sphaericus</i>	1	15
Предгорно-низкогорный лесной	<i>Scheloribates latipes</i>	2,1	22
	<i>Ceratozetes sellnicki</i>	1,5	16
	<i>Oribatula tibialis</i>	0,9	10
Среднегорный лесной	<i>Scheloribates latipes</i>	1,4	17
	<i>Liebstadia similis</i>	1	12
	<i>Oribatula tibialis</i>	1	12
Среднегорный подгольцовый	<i>Fuscozetes pseudosetosus</i>	1,1	21
	<i>Lepidozetes singularis</i>	0,9	16
	<i>Diapterobates sitnikovae</i>	0,8	15
Высокогорный гольцовый	<i>Diapterobates variabilis</i>	1,8	33
	<i>Fuscozetes pseudosetosus</i>	1	20
	<i>Mycobates bicornis</i>	0,8	15

наиболее велика в лесных местообитаниях предгорно-низкогорного лесного подпояса, а *Ceratozetes sellnicki* – в открытых биотопах предгорного лесостепного пояса. Эврибионтный вид *Oribatula tibialis* лидирует в обоих подпоясах лесного пояса, однако его доля в лесном среднегорье несколько увеличивается. При подъеме в горы происходит резкая смена лидирующих видов. Появляются представители среднегорных лесных и типичных высокогорных ландшафтов: *Lepidozetes singularis* и *Diapterobates sitnikovae* в подгольцовье, *Diapterobates variabilis* и *Mycobates bicornis* в гольцах. *Fuscozetes pseudosetosus* входит в число лидеров как в подгольцовом, так и в гольцовом поясах. Изменчивость состава и соотношения лидирующих по обилию видов в населении высших поровых орибатид, рассматриваемая в высотно-поясном аспекте, усиливается по направлению от лесного пояса к вышележащим поясам.

ГЛАВА 6. ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ

6.1. Классификация населения

Классификация сообществ высших поровых орибатид, составленная по видам, в отличие от таковой по семействам всех орибатид, представлена большим числом таксонов. Пространственная неоднородность их населения обусловлена изменением гидротермического режима, определяемого абсолютными высотами местности. Выявлена также зависимость от облесенности и затененности, определяемой составом лесообразующих пород, от заболоченности и антропогенного влияния в виде вырубки, распашки, застроенности и перевыпаса. Результаты классификации населения высших поровых орибатид использованы в качестве основы для легенды соответствующей карты (рис. 2). Значительную часть территории провинции занимает лесной тип населения, проникающий в предгорные луга, низкогорные болота и поселки, объединяющий все лесные местообитания предгорий, низкогорий и среднегорий, за исключением кедровой тайги верхней части последних. Остальные типы населения охватывают значительно меньшую часть территории. Составленная карта иллюстрирует несовпадение пространственной дифференциации сообществ орибатид с территориальной неоднородностью ландшафтов и высотной поясностью, которое проявляется в объединении на разных уровнях классификации населения различных ландшафтных урочищ одного или нескольких поясов.

6.2. Пространственно-типологическая структура населения

Под пространственно-типологической структурой животного населения понимается общий характер и основные направления его территориальных изменений, определяемых сходством видового состава и обилия особей. При этом изменения населения рассматриваются в связи с доминирующими структурообразующими факторами среды (Равкин, 1984; Равкин, Ливанов, 2008).

Первоначально для отражения общих принципов пространственной неоднородности населения панцирных клещей был построен структурный граф по семействам всех орибатид на основе объединения вариантов населения по степени сходства их облика (рис. 3). Порог значимости связей равен 26 единицам сходства. Вертикальный ряд графа отображает основной тренд по градиенту теплообеспеченности, определяемой абсолютными высотами местности. Он включает варианты населения лесных местообитаний лесостепного и лесного поясов, а также среднегорных редколесий и высокогорных тундр (подтипы 2.1 и 2.4, тип 4). С уменьшением теплообеспеченности местообитаний по мере возрастания абсолютной высоты

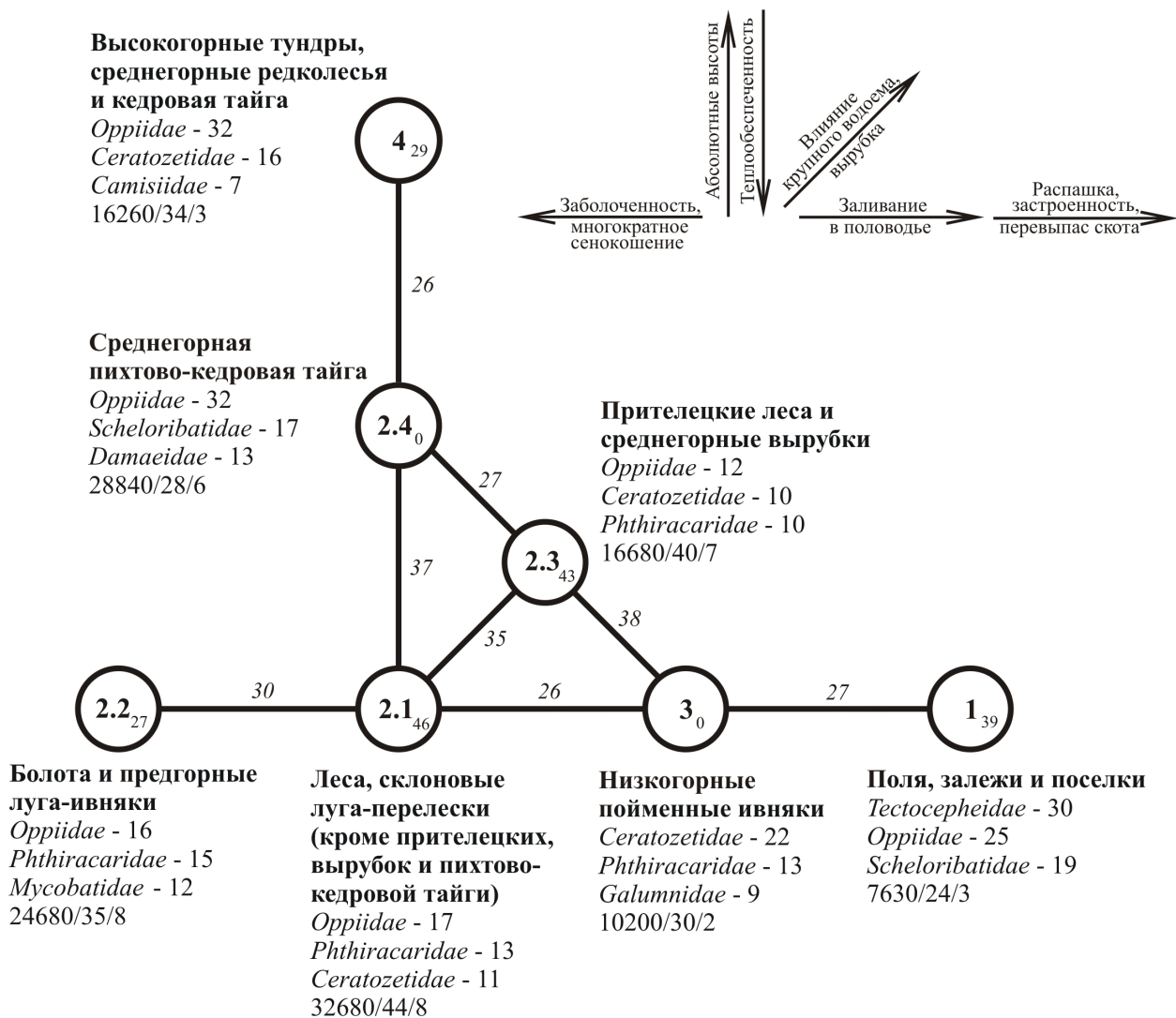


Рис. 3. Пространственно-типологическая структура населения орибатид Северо-Восточного Алтая (на уровне семейств).

Принятые обозначения: Внутри значков указаны номера типов и подтипов населения. Индексом обозначена средняя величина внутригруппового сходства сообществ, относящихся к данной группе. Нулевое сходство соответствует единственному варианту в таксоне. Цифры у линий, соединяющих значки, означают межгрупповое сходство. Рядом со значками приведен краткий список местообитаний, население которых относится к данному типу или подтипу, первые 3 семейства, лидирующие по обилию (%) и далее через косую черту – плотность населения (экз./м²), общее число отмеченных семейств и из них число фоновых. Стрелки на схеме указывают в сторону увеличения проявления фактора среды.

местности происходит уменьшение плотности населения, видового и фонового богатства. Исключение составляет тип 4, включающий сообщества кедровой тайги, среднегорных редколесий и высокогорных тундр. Видовое богатство здесь выше, чем в лесных местообитаниях. Имеются три отклонения от основного ряда, представленные обедненными вариантами населения. Первое из них состоит из сообществ переувлажненных местообитаний (подтип 2.2) и связано с заболоченностью и многократным сенокошением. Второе отклонение определяется заливанием в половодье и антропогенными факторами – распашкой, застроенностью, перевыпасом и образовано сообществами предгорных и низкогорных полей, лугов-залежей, по-

селков и низкогорных пойменных ивняков (тип 1 и 3). Третье отклонение состоит из сообществ прителецких лесов и среднегорных зарастающих вырубок (подтип 2.3) и, видимо, связано со спецификой климата побережий Телецкого озера как крупного водоема и вырубки лесов. Все отклонения от основного ряда сопровождаются снижением плотности, таксономического и фонового богатства населения.

Таким образом, пространственная неоднородность населения панцирных клещей, выявленная на уровне семейств всех орибатид, в значительной мере определяется влиянием двух взаимно скоррелированных факторов – теплообеспеченностью и абсолютными высотами местности. При этом с уменьшением теплообеспеченности при увеличении абсолютных высот местности плотность населения, таксономическое и фоновое богатство, как правило, снижаются. Отклонения от основного тренда связаны с уменьшением этих показателей под влиянием заболоченности, заливания в половодье, влиянием крупного водоема и антропогенной трансформацией растительности.

Более информативное представление о пространственно-типологической структуре населения высших поровых орибатид складывается по результатам анализа структурного графа, построенного по максимальным межклассовым связям. Ранее выявленные вертикальные и горизонтальные тренды сохраняются, но при этом детализируется и дополнительно проявляется влияние менее сильных факторов, отражающих ландшафтную специфику территории. Выявление различий между сообществами в гольцовом и подгольцовом поясах, обоих подпоясах лесного пояса, а также антропогенных местообитаниях способствовало большей дробности структуры их населения. Анализ пространственно-типологической структуры населения по видам высших поровых орибатид показывает тесную связь неоднородности сообществ с теплообеспеченностью и увлажнением, которые определяются абсолютными высотами местности. Оптимальность гидротермического режима в основном ряду графа убывает вверх и вниз от уровня низкогорья и сопровождается сменой растительности при уменьшении теплообеспеченности с увеличением абсолютных высот местности и дефицитом влажности с их уменьшением. Плотность населения и видовое богатство высших поровых орибатид убывает от низкогорно-среднегорных местообитаний вниз и вверх по абсолютным высотам местности. Отклонения от основного тренда, как и по семействам, представлены обедненными вариантами сообществ, сформированных под влиянием заболоченности и антропогенных факторов. Кроме того, отмечено влияние состава лесообразующих пород. При этом связи вариантов населения, обусловленных выружкой и составом лесообразующих пород, с основным рядом графа достаточно сильные, а переход к ним сопровождается незначительным увеличением плотности населения орибатид, при уменьшении видового и фонового богатства. Остальные отклонения от основного тренда сопровождаются снижением плотности их населения. Так же меняется видовое и фоновое богатство.

Сравнение пространственно-типологической структуры населения панцирных клещей с таковой ранее изученных групп животных показало наибольшее сходство по облику и формирующим ее факторам среды со структурой населения птиц (Северо-Восточный Алтай..., 2009). Видовое и экологическое разнообразие у этих двух групп больше, чем у других групп животных, поэтому они реагируют на весь комплекс условий в целом, а не на изменчивость отдельных факторов среды, значимых для доминирующих видов.

6.3. Особенности освоения пространства орибатидами по сравнению с другими группами животных

При анализе структуры и классификации населения панцирных клещей и других различных групп животных на фоне деления территории провинции на пояса просматриваются различия в освоении ими пространства. Выделяется шесть типов освоения (Северо-Восточный Алтай..., 2009). Границы типов животного населения не всегда совпадают с высотной поясностью. У панцирных клещей, муравьев, жу-желиц, дневных бабочек и земноводных для подгольцового и гольцового поясов, включая верхнюю часть таежных среднегорий, прослеживается полное поясное освоение пространства. Это обусловлено различными причинами и объясняется либо наличием видов, населяющих все местообитания данного пояса и не встречающихся на прочей территории провинции, либо влиянием суровых климатических условий, которое приводит к уменьшению видового богатства до единичных, как правило, узкораспространенных видов. Однако в отличие от орибатид, реакция жу-желиц, дневных бабочек и земноводных на среду проявляется с большей дифференциацией населения в лесном поясе. Здесь прослеживается и частично поясное, поколонное и клинальное проникновение, захватывающее и среднегорья. Меньшая степень дифференциации населения орибатид и объединение большей части сообществ обле-сенных местообитаний лесостепного и лесного поясов объясняется более высоким в таксономическом плане уровнем рассмотрения (семейства), позволившим выявить лишь самые общие различия в облике населения. У эктопаразитов, хортобионтов и пресмыкающихся прослежено увеличение дробности населения от верхней части среднегорий до высокогорий, где сочетание различных факторов среды (низкая теплообеспеченность в сочетании с затенением или увлажнением) в итоге приводит к обеднению сообществ. Дифференциация населения млекопитающих и, в большей степени, птиц увеличивается в лесостепных предгорьях. Пространственная неоднородность населения обследованных групп животных на территории Северо-Восточного Алтая увеличивается в ряду муравьи – панцирные клещи – жу-желицы – земноводные – дневные бабочки – иксодовые клещи и блохи мелких млекопитающих – хортобионты – птицы – пресмыкающиеся – млекопитающие.

6.4. Пространственно-типологическая организация населения

Под пространственно-типологической организацией населения животных понимается общий характер его территориальной неоднородности, то есть пространственная структура, а также набор и сила влияния факторов среды, определяющих пространственные изменения облика населения (Равкин, 1984).

В результате классификации населения панцирных клещей и анализа его пространственно-типологической структуры выявлен набор основных структурообразующих факторов среды и их сочетаний, коррелирующих с пространственной неоднородностью сообществ. Роль каждого из них при формировании структуры населения орибатид оценена как сила и общность их связи с неоднородностью сообществ.

Наиболее велика связь неоднородности населения высших поровых орибатид с теплообеспеченностью, учитывающей 42% дисперсии матрицы коэффициентов сходства сообществ. Теплообеспеченность определяется абсолютными высотами местности и затененностью, на индивидуальные отличия которых приходится 25-26%. Влияние состава лесообразующих пород, воздействующего на неоднородность населения орибатид опосредованно через затененность и напочвенный по-

кров, столь же высоко (39%). Почти равнозначное влияние оказывает продуктивность биоценозов (38%). Теплообеспеченность вместе с влагообеспеченностью определяют поясность растительности и в том числе облесенность. Этими факторами можно объяснить соответственно 37 и 34% дисперсии. Незначительно отличается по силе связи с изменчивостью населения орибатид отличия почвенного покрова (33%). Влияние остальных факторов существенно меньше. Поскольку многие из факторов и режимов сильно скоррелированы, интегральная оценка силы и общности связи всего набора структурообразующих факторов и неоднородности населения меньше суммы значений, полученных при индивидуальной оценке каждого отдельного фактора. Всеми выявленными структурообразующими факторами вместе учитывается 77% дисперсии матрицы коэффициентов сходства. Структурными и классификационными режимами вместе можно объяснить 78% дисперсии населения, а всеми факторами и режимами 88% (множественный коэффициент корреляции – 0,94).

Для семейств всех орибатид получены в целом сходные оценки, хотя иерархия значимости факторов несколько отличается. Кроме того, отмечено снижение силы и общности связи с неоднородностью населения одних факторов и увеличение других. Наиболее значима связь с облесенностью. Ее влияние на неоднородность населения всех орибатид в 1,5 раза выше, чем по группе высших поровых. Это объясняется тем, что виды орибатид распределены локально, на микростациональном уровне в местах с более выраженной и разнообразной подстилкой, то есть в лесных участках, чем в среднем по урочищу, поэтому по семействам и проявляется большая реакция на облесенность именно в макроплане. Отдельные же семейства могут включать в себя виды как эврибионтные, так и степные или высокогорные. Несколько меньшие различия можно объяснить неоднородностью в продуктивности, а также составом лесообразующих пород (соответственно 44 и 38%). Среди прочих значимых факторов следует отметить теплообеспеченность, информативность которой составляет 37% учтенной дисперсии. При этом индивидуальная оценка связи с затененностью также высока (31%). Влияние прочих факторов менее существенно. Всеми факторами вместе учитывается 79% дисперсии матрицы коэффициентов сходства. Структурными и классификационными режимами вместе можно объяснить 61% дисперсии населения, а всеми факторами и режимами 88% (множественный коэффициент корреляции – 0,94).

Таким образом, по семействам всех орибатид оценки влияния основных структурообразующих факторов, таких как облесенность, продуктивность и затененность, выше, чем по видам группы поровых орибатид, а теплообеспеченности, абсолютных высот местности и поясности несколько меньше, но эти отличия, скорее всего, случайны. Увеличение значений может быть связано с большими коэффициентами сходства при отсутствии дифференциации по видам, а уменьшение прослеживается в случае существенных различий в обилии разных видов, относящихся к одним и тем же семействам в разных местообитаниях. Суммарные оценки информативности представлений о связи между неоднородностью среды и населением панцирных клещей одинаковы.

Набор основных структурообразующих факторов среды по всем группам животных, изученным на данной территории, сходен и включает в основном скоррелированные факторы. По населению высших поровых орибатид, иксодовых клещей и блох мелких млекопитающих, муравьев, жуужелиц, а также млекопитающих весьма значима теплообеспеченность. Наибольшее влияние состава лесообразующих

пород и пояности также отмечено у пойкилотермных позвоночных, дневных бабочек, муравьев и жуужелиц. Для земноводных и пресмыкающихся влияние этих факторов наиболее велико и равно по силе, а по остальным группам значения очень близки, но для орибатид отмечено увеличение их влияния. На третьем месте по значимости у орибатид, так же, как у позвоночных животных (за исключением пресмыкающихся) и муравьев, стоит влияние продуктивности, причем для птиц показатели намного больше. Из специфических черт организации для каждой группы животных, проявляющихся сообразно с ее экологическими требованиями, можно отметить очень высокое влияние на неоднородность населения птиц облесенности и состава лесообразующих пород. Для дневных бабочек и пойкилотермных позвоночных значимо влияние пояности и состава лесообразующих пород, для млекопитающих – теплообеспеченности, для иксодовых клещей и блох мелких млекопитающих – теплообеспеченности и абсолютных высот местности, для муравьев, жуужелиц и орибатид – теплообеспеченности и состава лесообразующих пород, а для хортобионтов – абсолютных высот местности и состава лесообразующих пород.

Связь изменчивости населения панцирных клещей с факторами среды в целом ниже, чем у иксодовых клещей и блох мелких млекопитающих, у которых она имеет максимальные значения, хотя и несколько превышает суммарные показатели у птиц. Информативность представлений о связи неоднородности среды и населения орибатид и млекопитающих одинакова, но выше, чем по остальным позвоночным, а также муравьям, дневным бабочкам, жуужелицам и хортобионтам.

ВЫВОДЫ

1. На территории Северо-Восточного Алтая к настоящему времени отмечено 179 видов панцирных клещей, принадлежащих к 101 роду и 48 семействам. Население орибатид этой части Алтая в сравнении с сообществами Центральной провинции характеризуется бóльшим видовым богатством (примерно на 20%). По проведенным сборам описано два новых для науки вида из рода *Neoribates*. Впервые для фауны России отмечено два вида, для российской части Алтая – 49 видов. Высшие поровые орибатиды составляют более половины суммарного видового богатства этой провинции.

2. Выявлена высокая степень своеобразия в предпочтении местообитаний отдельными видами панцирных клещей. Большая часть высших поровых орибатид приурочена к низкогорно-среднегорным хвойно-мелколиственно-лесным ландшафтам (42%), меньшая часть – к низкогорно-среднегорным таежным, предгорным лесолуговым и болотным ландшафтам (15 и по 11%). Меньше всего видов свойственно низкогорным разреженно-лесным, а также среднегорно-высокогорным ерничково-редколесным местообитаниям (2-5%). По одному виду предпочитают низкогорные сосновые леса, пойменные ивняки и луга-залежи. Предгорные поля, низкогорные поселки, среднегорную пихтово-кедровую и кедровую тайгу, а также высокогорные мохово-лишайниковые тундры не предпочитает ни один из видов орибатид.

3. Изменения плотности населения и таксономического богатства панцирных клещей в Северо-Восточном Алтае определяются абсолютными высотами местности. Максимальные значения свойственны предгорно-низкогорному лесному подпоюсу. Вверх и вниз от этого подпоюса суммарное обилие и таксономическое богатство орибатид уменьшаются. Такие отличия объясняются, прежде всего, гидротермическим режимом низкогорий, оптимальным по соотношению тепла и влаги, а

также их ландшафтным разнообразием. В обе стороны по высоте степень оптимальности условий снижается.

4. Полученные результаты позволяют утверждать, что на территории Северо-Восточного Алтая пространственная неоднородность населения орибатид, в основном, определяется теплообеспеченностью, которая зависит от абсолютных высот местности и затененности кронами темнохвойных пород. Кроме того, весьма существенны такие, в значительной степени скоррелированные факторы внешней среды, как состав лесообразующих пород, продуктивность биоценозов, поясность, облесенность и характер почвенного покрова. Менее значимы в среднем по территории такие локально действующие факторы, как заболоченность, заливание в половодье и антропогенное влияние.

5. Сила и общность связи неоднородности сообществ панцирных клещей и всех выявленных факторов среды, а также их неразделимых сочетаний (природных режимов) составляет 88% учтенной дисперсии коэффициентов сходства населения (множественный коэффициент корреляции – 0,94).

По теме диссертации опубликованы следующие работы.

1. **Владими́рова, Н.В.** Пространственно-типологическая организация населения панцирных клещей Северо-Восточного Алтая / Н.В. Влади́мирова, Л.Г. Гришина, Е.В. Слепцова // Сибирский экологический журнал. – 2009. Вып. 9. – № 3. – С. 365–377.
2. **Ананьева (Владими́рова), Н.В.** Высшие поровые панцирные клещи (Oribatida: Brachyupyliina, Poronota) среднегорно-высокогорной части Северо-Восточного Алтая / Н.В. Ананьева (Владими́рова), Л.Г. Гришина, Е.В. Слепцова // «Энтомологические исследования в Северной Азии»: Материалы VII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока. – Новосибирск, 2006. – С. 16–18.
3. **Владими́рова, Н.В.** Панцирные клещи (Sarcoptiformes, Oribatei) Северо-Восточного Алтая / Н.В. Влади́мирова, Л.Г. Гришина, Е.В. Слепцова // «Проблемы науки и образования в педагогических вузах»: Материалы V Всероссийской научно-практической конференции. – Вып. 5. – Новосибирск, 2008. – С. 44–48.
4. **Владими́рова, Н.В.** Пространственно-типологическая организация населения панцирных клещей Северо-Восточного Алтая / Н.В. Влади́мирова, Л.Г. Гришина, Е.В. Слепцова // Материалы XV Всероссийского совещания по почвенной зоологии. – М., 2008. – С. 22–24.
5. **Владими́рова, Н.В.** Пространственная неоднородность населения панцирных клещей (Oribatida: Brachyupyliina, Poronota) Северо-Восточного Алтая / Н.В. Влади́мирова, Л.Г. Гришина, Е.В. Слепцова // «Биогеография почв»: Материалы II Всероссийской конференции. – М., 2009. – С. 20.
6. **Владими́рова, Н.В.** Особенности распределения высших поровых панцирных клещей (Oribatida: Brachyupyliina, Poronota) Северо-Восточного Алтая / Н.В. Влади́мирова, Л.Г. Гришина, Е.В. Слепцова // «Экология, эволюция и систематика животных»: Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. – Рязань, 2009. – С. 52–53.
7. Grishina, L.G. New species of the genus *Neoribat*es (Berlese, 1914) (Acariformes: Oribatida) from Russia and adjacent countries / L.G. Grishina, N.V. Vladimirova // *Acarina*. – 2009. – Vol. 17, № 2. – P. 211–222.

Типы и подтипы населения

1 - предгорный антропогенный

предгорных полей и поселков (*лидируют - Scheloribates latipes, Ripicorribates sphaericus, Trichorribates incisellus; плотность населения - 2270 экз./кв.км.; встречено 18 видов**).

2 - лесной с проникновением в предгорные луга, низкогорные болота и поселки (*S. latipes, Setozetes sellnicki, Oribatula tibialis; 10040; 85*).

- 2.1 - предгорных лугов и березово-осиновых лесов (*C. sellnicki, S. latipes, P. sphaericus; 10320; 36*).
- 2.2 - низкогорных светловойно-мелколиственных лесов (кроме пойменных ивняков, сосново-березовых прителецких и березово-осиновых по гарям), черневой тайги и среднеторных березово-еловых лесов (*S. latipes, C. sellnicki, O. tibialis; 12180; 62*).
- 2.3 - низкогорных пойменных ивняков, сосново-березовых прителецких, березово-осиновых по гарям и среднеторных березово-осиновых лесов (*C. sellnicki, Fuscozetes pseudosetosus, Liebstadia similis; 6130; 45*).

2.4 - низкогорных облесенных болот (*P. grishinae, L. similis, C. sellnicki; 6990; 22*).

2.5 - низкогорных поселков (*S. latipes, L. similis, P. sphaericus; 4570; 17*).

2.6 - низкогорных сосново-пихтово-березовых лесов и среднеторной темнохвойной тайги, кроме кедровой (*S. latipes, Oribatella calcarata, L. similis; 10640; 37*).

2.7 - среднеторных зарастающих вырубок (*Umbellozetes fuscus, L. similis, C. sellnicki; 7550; 25*).

3 - предгорный болотный

предгорных низинных застаренных болот (*Zetotimus sp., Galiuma obvia, P. manzanoensis; 5240; 19*).

4 - низкогорный антропогенный

низкогорных лугов-залежей (*Trichorribates incisellus, P. grishinae, S. latipes; 960; 9*).

5 - гольцово-подгольцовый пологосклонный с проникновением в кедровые леса

высокогорных мохово-лишайниковых тундр, среднеторных редколесий с лугами и ерниками, а также кедровых лесов верхней части среднеторной (*F. pseudosetosus, Diapterobates variabilis, Oribatula tibialis; 5170; 23*).

6 - гольцово-подгольцовый крутосклонный

высокогорных каменистых и ерниковых тундр, среднеторных редколесий с ерниками по скалам (*Muscobates bicornis, D. stinikovae, Lepidozetes singularis; 4840; 23*).

* далее эти показатели приводятся без наименования

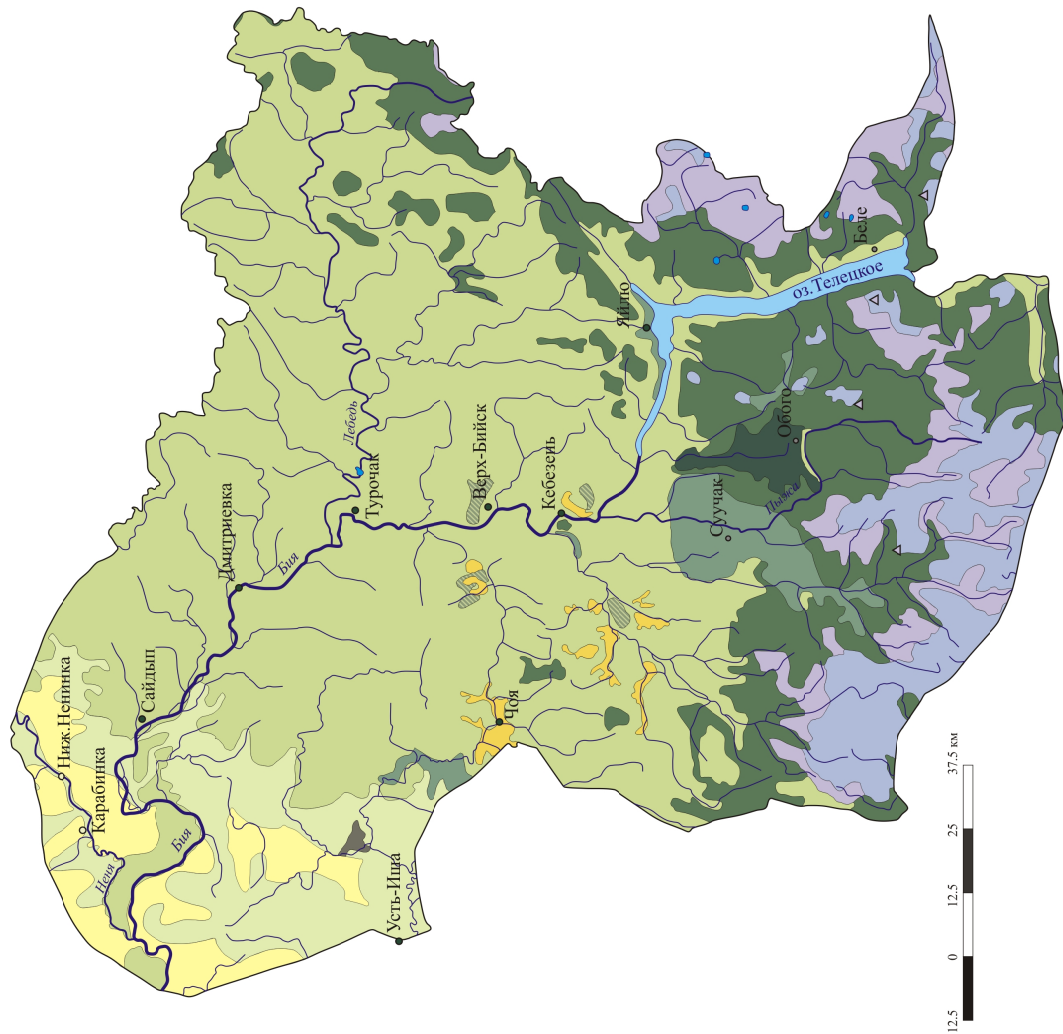


Рис. 2. Население высших поровых панцирных клещей Северо-Восточного Алтая (на уровне видов).