

Пространственно-типологическая организация населения панцирных клещей Северо-Восточного Алтая

Н. В. ВЛАДИМИРОВА, Л. Г. ГРИШИНА, Е. В. СЛЕПЦОВА*

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
E-mail: zm@eco.nsc.ru*

**Мирнинский политехнический институт (филиал) Якутского государственного университета им. М. К. Амосова
678170, Мирный, ул. Тихонова, 5/2*

АННОТАЦИЯ

По результатам исследований, проведенных в 2002 и 2006 гг., выявлены основные особенности пространственной неоднородности населения панцирных клещей на территории Северо-Восточного Алтая. Оценена зависимость изменения облика населения от факторов среды.

Ключевые слова: панцирные клещи, население, факторы среды, пространственно-типологическая организация, Северо-Восточный Алтай.

Изучению пространственной организации населения различных групп животных Северо-Восточного Алтая посвящен целый ряд публикаций [1–13]. Впервые в рамках данного направления изучения животного населения, получившего название факторной зоогеографии [14–16], начато изучение сообществ панцирных клещей на этой территории [17, 18].

Панцирные клещи (орибатиды) – одна из самых массовых и широко распространенных групп почвенных микроартропод. Они играют большую роль в почвообразовательных процессах. Орибатиды ускоряют процессы разложения и минерализации органических остатков и гумусообразования. Многие виды являются промежуточными хозяевами аноплоцефалат – гельминтов скота и диких млекопитающих. В условиях развития антропогенных ландшафтов панцирные клещи зача-

стую остаются “последним реликтом” исходного естественного населения почв и приобретают особую ценность для биоиндикации, биогеографии и экологии [19].

Всего найдено 179 видов панцирных клещей, относящихся к 104 родам и 51 семейству. В данной статье полученные результаты анализируются на уровне семейства.

РАЙОН РАБОТ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для Северо-Восточного Алтая по сравнению с Алтаем в целом характерна наиболее простая структура высотной поясности, отличающаяся широким развитием лесного пояса, весьма ограниченным – высокогорного и отсутствием степного [20]. Малые вертикальные температурные градиенты способствуют постепенному переходу одного пояса в другой, их значительной протяженности и ширине. Влияние экспозиции выражено слабо, так как хребты региона в основном име-

Владимирова Наталья Владимировна
Гришина Людмила Григорьевна
Слепцова Елена Владимировна

ют субмеридиональное простирание, что приводит к равномерному распределению солнечной инсоляции.

Материал собран в июне и августе 2002 и 2006 гг. во всех высотных поясах Северо-Восточного Алтая: в лесостепных предгорьях – 200–500 м над ур. м. (села Нижняя Ненинка, Сайдып), в лесных низкогорьях – 250–1200 м (села Сайдып, Кебезень, Верх-Бийск, Яйлю; кордоны Беле, Суучак), в таежных и подгольцовых среднегорьях – 900–2100 м (кордон Обога; хр. Алтын-Ту – горы Арча и Эвричала) и в гольцовых высокогорьях – 2000–2500 м (хр. Алтын-Ту).

В пределах лесостепного пояса выделяют лесостепную и мелколиственно-лесную равнины и низинные болота. Почвенные сборы проведены в шести местообитаниях (в ранге ландшафтного урочища) (табл. 1).

Лесной пояс занимает низко- и среднегорья. В пределах низкогорий обследовано 14 местообитаний. Менее увлажненные участки в долинах крупных рек и берега Телецкого озера занимают светлохвойно-мелколиственные леса (250–1000 м). Смешанные сосново-мелколиственные и мелколиственно-сосновые леса распространены гораздо шире, чем сосновые боры, встречающиеся лишь небольшими массивами. В более теплых и влажных районах господствует черноевое низкогорье, занимающее большую часть исследуемой территории (500–1200 м). Мелколиственно-лесное низкогорье представлено вторичными осиново-березовыми и березово-осиновыми лесами по крупным гарям на месте черновых лесов (500–900 м). В низкогорьях выделяют и болота, большинство из которых представляют собой переходные березово-торфянистые согры, возникающие на местах с затрудненным стоком [21].

В пределах лесных среднегорий выделяют два типа местности: темнохвойно-таежное и подгольцовое среднегорье, расположенное на границе с высокогорными ландшафтами. Таежное среднегорье состоит из темнохвойной тайги, вырубок, темнохвойно-мелколиственных и мелколиственных лесов на месте вырубок и гарей (900–1800 м). Здесь население орибатид изучено в шести местообитаниях. Подгольцовое среднегорье представляет собой чередование небольших участков леса и отдельных групп деревьев с

участками субальпийских лугов и горных тундр (1800–2100 м). Здесь материал собран в двух местообитаниях.

В высокогорном гольцовом поясе обследовано три местообитания: ерниковые, каменистые и мохово-лишайниковые тундры.

В 2002 г. проведено рекогносцировочное обследование: в июне – предгорно-низкогорной части профиля, в августе – среднегорно-высокогорной. Пробы взяты в 30 местообитаниях (от 10 до 18 в каждом из них). Почвенные пробы отбирали цилиндрическим буром диаметром и высотой 5 см.

В 2006 г. эти ландшафтные урочища обследованы детальнее. В тех местах, где пробы в 2002 г. брали в июне, в 2006 г. собраны в августе, и наоборот. Кроме того, в 2006 г. дополнительно исследованы высокогорные мохово-лишайниковые тундры. В каждом из 31 местообитания почвенные пробы брали в 20-кратной повторности, 10 из которых – подстилочные (рамка 10 × 10 см) и 10 – почвенные (бур тот же). Выгонка (извлечение клещей из проб) проводилась в стационарных условиях по общепринятой методике с помощью модифицированных эклекторов Берлезе. Затем клещей заливали в постоянные препараты с использованием жидкости Фора [22]. Обилие орибатид определялось в пересчете на 1 м², впоследствии данные усреднялись в пределах ландшафтного урочища за все время исследования.

За весь период исследования отобрано 1050 почвенных проб. Извлечено и просчитано около 51 тыс. экз. Изготовлено около 2700 препаратов.

Расчеты выполнены с использованием программного пакета лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН. Для выявления классификации населения и структуры использованы методы многомерного факторного анализа. В качестве меры сходства сообществ взят коэффициент Жаккара [23] в модификации Р. Л. Наумова [24] для количественных признаков. Пространственно-типологическая структура населения выявлена методом корреляционных плеяд [25] по матрице средних коэффициентов сходства между вариантами населения, относящихся к таксонам классификации того или иного ранга. Оценка силы влияния и общности проявления связи факторов среды, определяющих

Количество почвенных проб, взятых в период исследования

Пояс, подпояс	Ландшафтное урочище	2002 г.		2006 г.	
		Июнь	Август	Июнь	Август
Лесостепной предгорный	Поля	10	–	–	10
	Луга-перелески	14	–	–	20
	Луга-ивняки долинные	12	–	–	20
	Болота низинные, закустаренные	10	–	–	20
	Березово-осиновые леса	10	–	–	20
	Поселки предгорные	10	–	–	20
Лесной: низкогорный	Леса: березово-сосновые	12	–	–	20
	сосновые	14	–	–	20
	сосново-березовые разреженные	10	–	20	20
	сосново-березовые	12	–	–	20
	березово-осиновые	12	–	–	20
	пойменные ивняки	10	–	20	20
	Леса по берегам Телецкого озера:				
	сосново-березовые	–	10	20	20
	лиственнично-березовые	–	10	20	20
	Луга-залежи	12	–	–	10
	Сосново-пихтово-березовые леса	12	–	–	20
	Болота низкогорные, облесенные	10	–	10	20
	Осиново-пихтовая чернь	12	–	20	20
	Березово-осиновые леса по гарям	–	10	20	20
	Поселки низкогорные	12	–	–	20
	среднегорный	Леса: березово-осиновые	–	10	20
березово-еловые		–	10	20	–
Тайга: пихтово-кедровая		–	10	20	–
елово-кедровая		–	10	20	–
кедровая		–	10	20	–
Вырубки по пихтово-кедровой тайге		–	10	20	–
Подгольцовый среднегорный	Редколесья: с лугами и ерниками	–	16	20	–
	с ерниками по скалам	–	10	20	–
Гольцовый вы- сокогорный	Тундры: ерниковые	–	10	20	–
	каменистые	–	10	10	–
	мохово-лишайниковые	–	–	20	–
	Всего проб	194	136	340	380

неоднородность населения, рассчитана с помощью линейной качественной аппроксимации – качественного аналога регрессионной модели [26].

ВЫСОТНО-ПОЯСНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ НАСЕЛЕНИЯ

Изучение вертикально-поясного распределения панцирных клещей проведено во

многих горных местностях [27–33], в том числе в Центральном Алтае [34–38]. Выявленные закономерности одинаковы: наибольшего видового разнообразия и уровня численности достигают клещи в лесном поясе. С увеличением абсолютных высот местности плотность и разнообразие населения орибатид сокращаются. Относительно меньшее разнообразие орибатид свойственно степному по-

Семейство	Предгорья						Низкогорья									
	1*	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
Palaeacaridae	0	0	0	0	30	0	160	0	420	920	60	50	230	20	0	
Hypochothoniidae	0	180	100	900	0	0	0	510	0	0	0	10	0	0	2600	
Heterochthoniidae	0	0	0	0	150	0	0	150	0	160	70	0	20	0	20	
Brachychthoniidae	0	0	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	0	20	0	
Phthiracaridae	0	1620	6680	480	2510	20	3680	2990	960	5490	5130	920	1390	510	4420	
Euphthiracaridae	0	160	250	0	230	110	500	1470	240	840	630	60	150	100	30	
Oribotritiidae	0	10	10	0	250	0	0	20	0	150	130	0	3	0	0	
Eulohmanniidae	0	40	20	0	50	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	
Perlohmanniidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	110	0	0	0	0	0	
Nothridae	0	0	0	80	0	0	780	330	0	20	330	370	30	80	170	
Camisiidae	0	60	80	1970	670	0	600	1140	70	2090	480	190	310	130	30	
Trhypochothoniidae	0	0	0	0	0	0	60	0	20	20	0	0	30	0	0	
Malaconothridae	0	0	0	1480	0	0	0	0	3	0	0	0	0	3	50	
Nanhermanniidae	0	0	0	30	0	0	0	20	0	110	0	0	20	0	710	
Gymnodamaeidae	0	60	0	0	120	0	220	200	0	30	60	0	30	80	0	
Damaeidae	80	760	800	230	2450	390	2370	920	1030	1610	2990	220	1030	1140	20	
Damaeolidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	30	90	
Eremaeidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Astegistidae	0	460	0	0	0	0	10	210	0	0	180	120	20	80	0	
Gustaviidae	0	80	0	0	200	0	180	680	30	160	170	100	180	0	1110	
Liacaridae	30	350	530	5	580	70	760	470	120	480	620	50	200	1900	290	
Metrioppiidae	30	90	90	160	300	0	0	200	50	30	60	120	10	730	190	
Xenillidae	0	130	150	0	1850	0	270	0	10	20	0	20	20	20	0	
Carabodidae	0	0	0	0	70	0	2190	330	380	320	50	0	170	190	40	
Niphocephidae	0	0	0	0	0	0	10	10	30	30	10	30	10	3	20	
Tectocephidae	1070	1750	3070	130	2380	2200	1610	780	1000	2040	970	600	910	1250	1570	
Otocephidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Autognetidae	50	5280	30	0	5480	30	4320	1860	820	490	2300	390	830	2160	90	
Oppiidae	920	4660	1010	5210	4030	1330	3120	4110	5030	4270	6470	430	2450	2060	3340	
Quadropiidae	0	0	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Suctobelbidae	30	1150	70	690	100	10	540	90	80	70	80	20	40	130	20	
Thyrisomidae	30	180	0	180	0	0	30	0	0	130	0	70	0	0	0	
Micreremidae	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Licneremaeidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	
Passalozetidae	0	20	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Scutoverticidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	90	0	
Haplozetidae	0	0	600	0	0	0	0	0	240	0	0	0	0	420	0	
Oribatulidae	30	430	30	3050	80	90	2740	270	470	1590	5410	90	1090	1100	70	
Protoribatidae	0	1600	400	30	830	60	70	1150	830	460	950	430	370	410	1430	
Scheloribatidae	560	3150	1800	30	580	1280	6440	1960	1770	1850	1040	170	670	2240	960	
Hemileidae	0	30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Parakalummidae	0	0	0	130	0	0	20	40	20	60	5	10	0	0	0	
Ceratozetidae	50	6360	2300	1870	2160	340	2960	2690	2140	4230	3070	1500	1780	2330	1620	
Chamobatidae	0	0	50	10	250	0	0	0	30	500	300	40	3	20	20	
Mycobatidae	950	1970	2090	510	980	200	50	630	190	20	40	370	20	3	4240	
Zetomimidae	0	0	0	30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Phenopelopidae	0	0	460	100	500	0	180	130	150	440	210	10	190	440	20	
Oribatellidae	0	190	0	0	60	0	220	0	3	530	90	20	60	20	0	
Achipteriidae	0	530	170	310	120	0	370	200	230	320	350	20	30	250	750	
Tegoribatidae	0	0	0	0	0	30	570	110	10	300	30	20	50	1070	70	
Galumnidae	0	450	460	1210	430	390	1250	1020	670	1340	440	610	270	340	1700	
Всего семейств	12	28	25	26	28	15	31	30	30	36	31	30	33	34	29	
Плотность, экз./м ²	3830	31750	21270	18930	27440	6550	36300	24690	17050	31250	32730	7060	12620	19470	25710	

П р и м е ч а н и е. * 1 - поля; 2 - луга-перелески; 3 - луга-ивняки долинные; 4 - березово-осиновые течения Би; 8 - сосновые леса; 9 - сосново-березовые разреженные леса; 10 - сосново-березовые леса, 11 - 14 - лиственнично-березовые леса по берегам Телецкого озера; 15 - болота низкогорные, облесенные; 16 - 20 - сосново-пихтово-березовые леса; 21 - березово-осиновые леса; 22 - березово-еловые леса; 23 - пихтово-тайге; 27 - редколесья с лугами и ерниками; 28 - редколесья с ерниками по скалам; 29 - ерниковые тундры;

орибатид в ландшафтных урочищах и высотных поясах Северо-Восточного Алтая (по сборам 2002 и 2006 гг.)

Среднегорья												Высокогорья			
16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
360	40	0	0	530	100	150	30	130	80	0	50	30	0	50	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	80	0	0	0	0	0	150
20	230	0	0	10	0	580	0	410	140	40	290	30	0	100	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	890	30	10	0	0
2240	7220	130	980	5050	1740	1980	100	1640	30	1800	100	60	30	1020	0
890	560	270	0	490	10	130	20	10	0	100	0	0	0	0	0
10	40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	20	0	0	20	200	30	0	30	0	30	40	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
70	170	0	0	190	270	0	0	0	0	130	110	50	90	460	100
1490	650	60	30	470	50	940	280	930	390	990	530	1350	110	1320	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	230	30	90
0	0	0	0	0	0	0	0	20	5	0	0	0	0	0	0
0	350	0	0	0	0	1090	90	1300	50	5	10	30	20	30	0
70	0	0	0	0	0	0	0	830	0	0	0	0	0	0	0
1490	1820	140	100	1250	1130	1170	1090	590	30	510	70	30	10	410	10
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	30	510	80	30	0	0	0	0	30	180	0
250	0	30	0	980	0	1220	30	30	50	0	0	0	0	250	0
210	200	0	0	50	270	0	5	0	0	160	0	0	0	0	0
630	500	40	0	460	460	450	700	680	490	200	170	30	20	50	50
250	270	0	0	190	320	180	40	270	100	200	190	30	80	180	0
0	0	60	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
60	420	0	0	200	30	80	130	0	0	60	0	0	20	180	0
80	80	0	0	60	0	30	40	40	5	0	0	200	0	330	0
700	210	2570	1180	1030	230	1310	20	110	180	5	110	1300	90	2140	0
200	0	0	0	0	0	1220	200	190	0	0	0	0	0	0	0
590	1420	50	30	2220	380	600	60	20	0	360	10	5	0	100	50
3130	4040	1450	2390	6130	2650	9750	3950	5350	6810	1250	2780	530	1500	6130	60
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
40	110	0	0	0	80	100	0	90	20	0	5	0	0	0	10
0	200	0	0	0	110	30	80	220	180	130	380	50	200	30	0
0	0	0	0	0	0	0	0	30	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	60	50	110	0	5	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	20	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1410	420	50	0	350	700	840	650	510	740	260	210	70	60	130	30
340	550	580	90	310	1060	630	350	1110	5	960	250	0	3	0	0
2360	410	2710	130	5010	50	1840	2320	1240	0	90	0	30	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	260	0	0	0	0	0	0	0
20	100	40	0	0	120	40	5	160	0	40	40	50	10	0	0
3400	2400	210	440	1530	2210	3870	560	920	350	1130	920	1070	430	1730	980
330	70	0	80	2400	0	0	0	30	0	0	0	0	0	0	0
279	10	500	170	0	460	0	5	5	5	300	30	1000	180	1350	30
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
250	540	30	0	340	600	50	280	250	30	990	150	150	30	180	0
30	490	5	0	1690	70	480	890	80	0	150	0	0	0	30	0
480	300	0	0	30	0	30	20	0	0	290	60	20	30	0	10
30	80	0	50	280	700	930	200	520	110	2060	90	860	20	360	30
760	330	360	0	380	330	590	70	0	0	350	0	0	10	0	0
34	33	20	12	29	28	31	29	34	22	27	25	23	23	24	13
22490	24270	9300	5670	31810	14410	30960	12300	18040	9880	12590	7500	7000	3210	16770	1600

леса; 5 - болота низинные, закустаренные; 6 - поселки предгорные; 7 - березово-сосновые леса среднего березово-осиновые леса; 12 - пойменные ивняки; 13 - сосново-березовые леса по берегам Телецкого озера; осиново-пихтовая чернь; 17 - березово-осиновые леса по гарям; 18 - поселки низкогорные; 19 - луга-залежи; кедровая тайга; 24 - елово-пихтово-кедровая тайга; 25 - кедровая тайга; 26 - вырубки по пихтово-кедровой 30 - каменистые тундры; 31 - мохово-лишайниковые тундры.

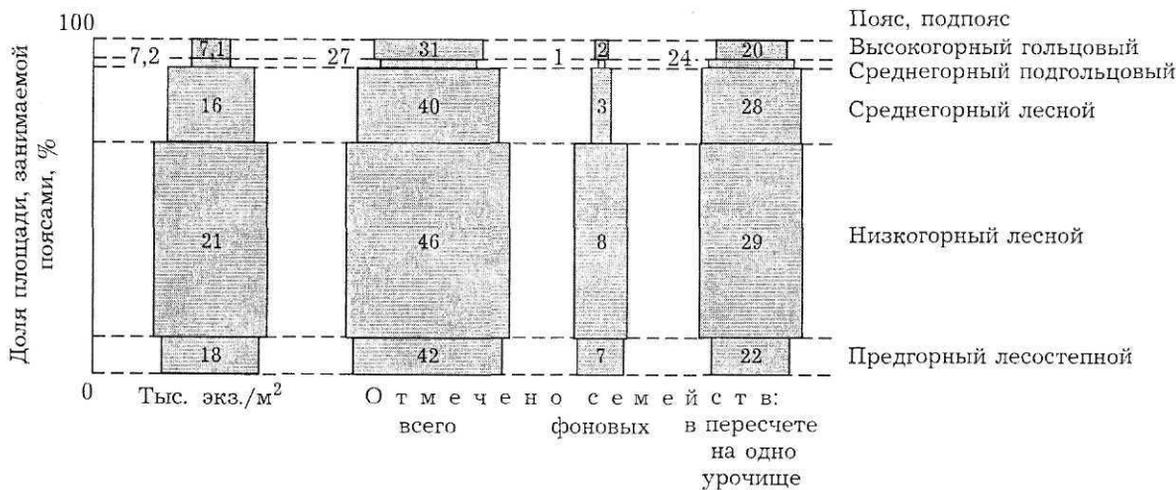


Рис. 1. Высотно-поясные изменения плотности и таксономического богатства населения панцирных клещей Северо-Восточного Алтая, 2002 и 2006 гг.

ясу. Видна полная аналогия с распределением клещей в широтных природных зонах [19]. На Северо-Восточном Алтае изменение плотности населения орибатид по поясам происходит с небольшими перепадами значений (рис. 1). С переходом от предгорного лесостепного пояса, где встречено 18 тыс. экз./м², к низкогорному лесному подпоюсу суммарное обилие увеличивается, достигая максимального значения – 21 тыс. экз./м². По мере возрастания абсолютной высоты этот показатель уменьшается: в таежном среднегорье в 1,5 раза, а в подгольцовом – вдвое. Значения суммарного обилия в среднегорном подгольцовом и высокогорном гольцовом поясах почти одинаковы: соответственно 7,2 и 7,1 тыс. экз./м². Изменение плотности населения орибатид соответствует ромбовидному типу, характерному для пресмыкающихся, птиц, млекопитающих, беспозвоночных травяного покрова, а также для дневных чешуекрылых, ранее изученных на данной территории [1–4, 8, 9, 13].

По отдельным местообитаниям суммарное обилие орибатид выше всего в низкогорных светлохвойно-мелколиственных и предгорно-низкогорных мелколиственных лесах (табл. 2). Аналогичная картина отмечена для иксодовых клещей и блох мелких млекопитающих [5–7]. Несколько меньше панцирных клещей в предгорных склоновых лугах, перелесках и низкогорных сосновых лесах. Дальнейшее снижение плотности населения наблюдается в низкогорных облесенных болотах, березово-осиновых лесах по гарям и черневых ле-

сах. Еще меньше показатели суммарного обилия орибатид для низкогорных сосново-березовых, лиственнично-березовых лесов и высокогорных каменистых тундр, а особенно для таежного и редколесного среднегорья. Минимальные значения свойственны высокогорным ерниковым и мохово-лишайниковым тундрам.

Среди панцирных клещей особенно многочисленны во всех высотных поясах мелкие формы (от 0,15 до 0,3 мм), относящиеся к семейству Orpiidae. Почти все найденные виды чрезвычайно эврибионтны. В таежном среднегорье и гольцовом высокогорье их доля 30 и 36 %. К доминирующим группам орибатид в большинстве высотных поясов следует отнести и представителей семейств Ceratozetidae и Phthiracaridae. Семейство Ceratozetidae лидирует в высокогорном гольцовом поясе (15 %). Оно представлено двумя жизненными формами. Одни имеют крупные размеры, сильно пигментированы и обитают в основном в подстилке и поверхностном слое почвы лесных биотопов (*Ceratozetes cisalpinus* Berlese, 1908, *Ceratozetes peritus* Grandjean, 1951). Другие клещи средних размеров, умеренно пигментированные. Они относятся к неспециализированной жизненной форме, т. е. обитают как в поверхностных слоях почвы, так и глубже. Предпочитают открытые биотопы и микростанции с травянистой растительностью (*Ceratozetella sellnicki* (Rajski, 1958)). Наибольшее участие представителей семейства Phthiracaridae отмечено в низкогорном лесном подпоюсе (14 %). Особенно многочис-

лен во всех ландшафтах лугово-лесной вид *Atropacarus striculus* (C. L. Koch, 1836) и лесные виды рода *Phthiracarus*. Выше по профилю Phthiracaridae заменяется семействами Camisiidae (подгольцовый пояс) и Tectocephidae (гольцовый). Представители первого семейства – крупные клещи клиновидной формы из родов *Nothrus* и *Camisia*, обитающие в рыхлых субстратах, подстилке. Они способны раздвигать довольно крупные частицы субстрата. Второе семейство представлено единственным видом *Tectocephus velatus* (Michael, 1880). Это мелкий подстилочно-почвенный, эврибионтный вид с глобальным распространением. Упомянем еще об одной жизненной форме орибатид, несмотря на то, что она не попала в число лидеров. Это представители семейства Damaeidae. Они имеют крупные размеры, шаровидное тело, длинные, широко расставленные ноги и передвигаются только по поверхности субстрата, не проникая в глубь почвы. Как правило, все они относятся к лесным видам. В нашем материале их приуроченность к лесным местообитаниям также очевидна: во всех типах леса они составляют 4–5 % от суммарного обилия орибатид. В открытых нелесных урочищах, где подстилка не выражена, их обилие намного ниже.

Изменение разнообразия семейств орибатид по поясам происходит сходным образом, но отличается от картины изменения плотности населения меньшим перепадом значений. В лесостепном предгорном поясе отмечено 42 семейства, из которых 7 фоновых. К фоновым семействам, выделенным по аналогии с фоновыми видами [39], отнесены те, обилие которых не менее 1 тыс. экз./м² (ниже число фоновых семейств приводится в скобках). В лесном низкогорье число семейств увеличивается до 46 (8). Именно этой части лесного пояса свойственно наибольшее таксономическое богатство орибатид, как и большинства групп беспозвоночных. Дальнейший подъем к среднегорью сопровождается снижением числа семейств до 40 (3) в лесном и до 27 (1) в подгольцовом поясе. Но в высокогорье отмечено больше семейств – 31 (2), чем в подгольцовом среднегорье. Это может быть объяснено разнообразием подходящих экологических ниш. Подобная зако-

номерность отмечена для орибатид в горах Монголии [30].

По отдельным местообитаниям наибольшее число семейств орибатид встречено в низкогорных сосново-березовых лесах, меньше – в ландшафтных урочищах остальной части низкогорий, среднегорной темнохвойной тайги и темнохвойно-мелколиственных лесов. В предгорных полях и поселках, низкогорных лугах-залежах, а также в высокогорных мохово-лишайниковых тундрах встречено наименьшее число семейств.

Поскольку число обследованных урочищ в высотных поясах разное (от 2 до 14), то объем собранного материала в них тоже различен. Это сказывается на общей картине высотно-поясных изменений таксономического состава. В связи с этим проведен пересчет общего числа семейств, встреченных в поясе, в среднем на одно местообитание. Сравнение полученных данных показало, что максимальное число семейств характерно для лесного пояса. С увеличением абсолютных высот местности таксономическое богатство постепенно снижается.

Таким образом, полученные результаты отражают общую тенденцию пространственных изменений плотности и таксономического богатства орибатид в зависимости от абсолютных высот местности (ромбовидный тип). Максимальные значения отмечены в лесных низкогорьях. К ниже- и вышележащим поясам значения убывают. Такое распределение связано с гидротермическим режимом низкогорий, оптимальным по соотношению тепла и влаги, и с ландшафтным разнообразием этой территории.

КЛАССИФИКАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ

Данная идеализированная классификационная схема отображает закономерности неоднородности населения панцирных клещей. Она построена на основе объединения по степени сходства облика сообществ со всеми вариантами населения. После первого разбиения в результате автоматической классификации получено 7 групп населения, 4 из которых составлены несколькими вариантами и 3 – единичными. Обычно типом считают группы, выделенные при первом разби-

нии, проведенном с помощью методов кластерного анализа. При идеализации сообщество среднегорных редколесий с ерниками по скалам, имеющее сходство с населением высокогорных ерниковых тундр, объединили в единую группу. Один из типов, включающий 19 вариантов населения, с помощью той же программы доразбит на восемь подтипов.

В итоге классификация населения орибатид Северо-Восточного Алтая представлена шестью типами. Эта идеализация сводится к приведению классификации в соответствие с нашими реальными представлениями, уровнем понимания и объяснения выявляемой неоднородности населения [16].

Классификация сообществ орибатид (по обилию) имеет следующий вид.

1. Тип населения оптимальных местообитаний (лидируют по обилию, %: Oppiidae 18, Phthiracaridae 12, Ceratozetidae 10; плотность населения, тыс. экз./м² – 24; всего встречено 49 семейств / в том числе фоновых, обилие которых не менее 1 тыс. экз./м² – 7; далее эти показатели приводятся без наименования).

Подтипы населения:

1.1 – предгорных долинных лугов-ивняков (Phthiracaridae 31, Tectocephidae 14, Ceratozetidae 11; 21; 25 /6);

1.2 – предгорных склоновых лугов-перелесков (Ceratozetidae 20, Autognetidae 17, Oppiidae 15; 32; 28 /9);

1.3 – низкогорных облесенных болот (Phthiracaridae 17, Mucobatidae 16, Oppiidae 13; 26; 29 /9);

1.4 – низкогорных и предгорных березово-осиновых, черневых и сосновых лесов и их производных, кроме прителецких (Oppiidae 16, Phthiracaridae 14, Ceratozetidae 10; 28; 44 /8);

1.5 – среднегорных березово-осиновых и низкогорных прителецких сосново-березовых и лиственнично-березовых лесов (Oppiidae 15, Ceratozetidae 14, Phthiracaridae 8; 15; 43 /5);

1.6 – среднегорных елово-кедровых и березово-еловых долинных лесов (Oppiidae 31, Ceratozetidae 10, Phthiracaridae 7; 24; 37 /5);

1.7 – пихтово-кедровой тайги нижней части среднегорий (Oppiidae 32, Scheloribatidae 19, Damaeidae 9; 12; 29 /3);

1.8 – высокогорных каменистых тундр (Oppiidae 37, Tectocephidae 13, Ceratozetidae 10; 17; 24 /6).

Типы населения местообитаний:

2 – пессимальных верхней части среднегорных и заболоченных предгорных (среднегорных редколесий с лугами и ерниками, кедровой тайги, а также предгорных низинных закустаренных болот; Oppiidae 41, Oribatulidae 11, Ceratozetidae 9; 12; 35 /3);

3 – пессимальных затененных или заливаемых (среднегорных вырубок и низкогорных пойменных лугов, чередующихся с ивняками; Phthiracaridae 14, Ceratozetidae 13, Tegoribatidae 11; 10; 34 /3);

4 – пессимальных антропогенных (пред- и низкогорных полей, залежей и поселков; Tectocephidae 28, Oppiidae 24, Scheloribatidae 19; 6; 25 /3);

5 – экстремальных ерниковых (среднегорных редколесий с ерниками по скалам и высокогорных ерниковых тундр; Oppiidae 20, Ceratozetidae 15, Camisiidae 14; 5; 28 /1);

6 – экстремальных мохово-лишайниково-тундровых (Ceratozetidae 60, Hupochthoniidae 10, Nothridae 6; 2; 13 /1).

Таким образом, пространственная неоднородность населения панцирных клещей определяется оптимальностью условий по целому ряду факторов. Таксоны классификации сообществ орибатид, как и иксодовых клещей, блох и пойкилотермных позвоночных (земноводных и пресмыкающихся), маркируются не по отдельным ландшафтно-физиономическим признакам территорий, а по общей интегральной оценке степени оптимальности условий среды. Она определялась по обилию панцирных клещей, которое зависит от целого ряда факторов. По классификации прослеживается влияние тех же факторов, что и для иксодовых клещей и блох. Основными из них можно считать теплообеспеченность, связанную с абсолютными высотами местности, и затененность, определяемую составом лесобразующих пород. Менее значимо отрицательное воздействие избыточного увлажнения, заливания в половодье, а также хозяйственной деятельности человека.

Значительную площадь Северо-Восточного Алтая занимает население оптимальных местообитаний (рис. 2). Подобная тенденция отмечена и для населения пресмыкающихся. Меньшая часть занята пессимальными и особенно экстремальными местообитаниями. Это говорит о том, что для панцирных клещей

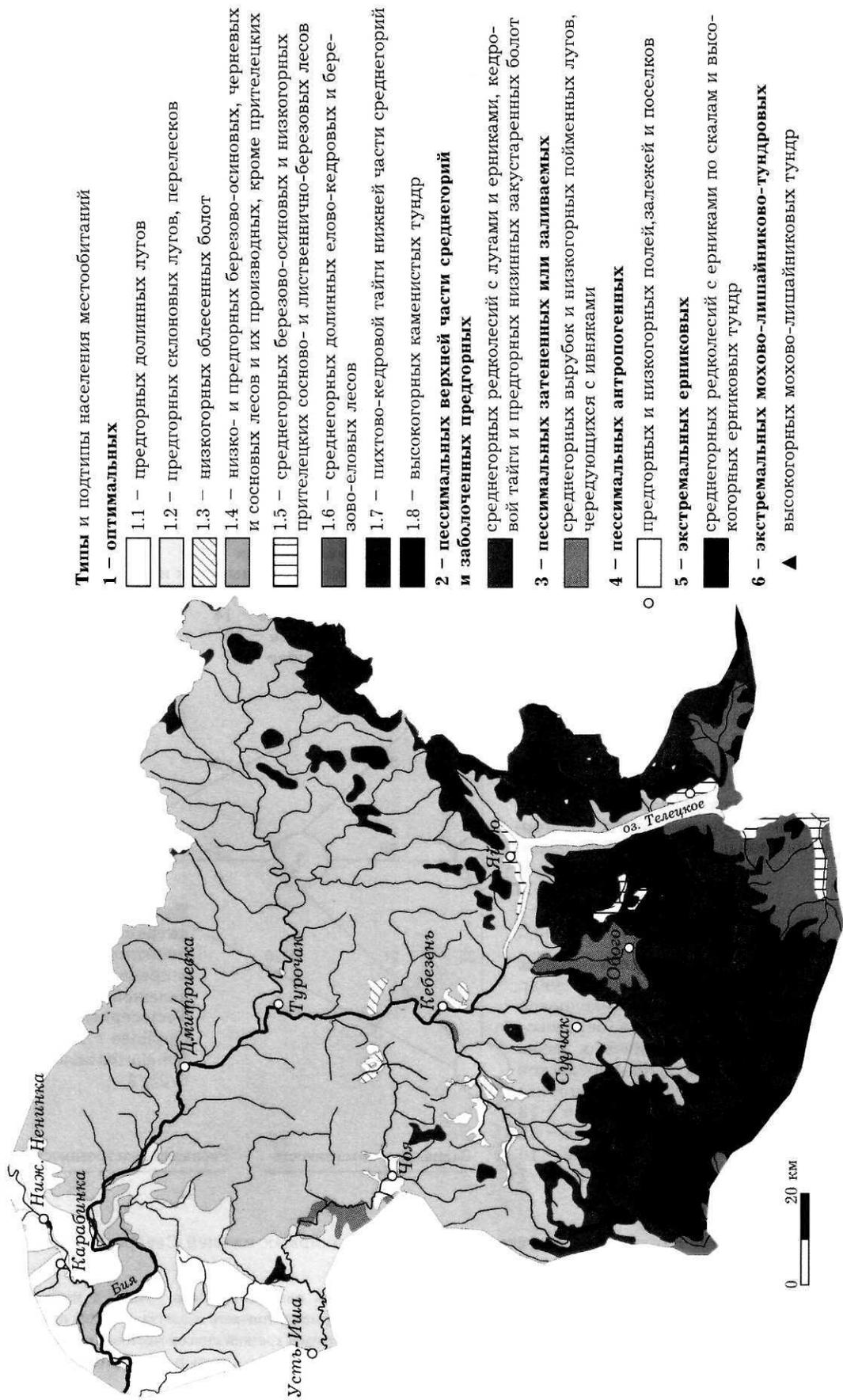


Рис. 2. Население панцирных клещей Северо-Восточного Алтая

территория Северо-Восточного Алтая благоприятнее, чем для пойкилотермных позвоночных, иксодовых клещей и блох, за счет их обитания в почвах. Все местообитания благоприятны для тех или иных видов различных семейств. Экстремальными территориями в целом свойственны минимальные значения по панцирным клещам и иксодовым клещам и блохам, а также пресмыкающимся. Пессимальные и экстремальные местообитания для земноводных занимают в Северо-Восточной провинции Алтая наибольшую площадь.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ

Под пространственно-типологической структурой животного населения понимается общий характер его территориальных изменений, выявленный по морфологическому сходству сообществ, без учета их сопряженности на местности [40].

Структура населения панцирных клещей (рис. 3) образована основным трендом, совпадающим с теплообеспеченностью, определяемой абсолютными высотами местности, и



Рис. 3. Пространственно-типологическая структура населения панцирных клещей Северо-Восточного Алтая, 2002 и 2006 гг.

Каждый значок соответствует типу населения, при этом основная цифра означает номер типа, а индекс – внутрigrупповое сходство. Цифры у линий, соединяющих значки, – оценки межгруппового сходства. Стрелки на схеме указывают в сторону увеличения проявления фактора среды. Рядом со значками приведен краткий список местообитаний, население которых относится к данному типу населения, три первых по обилию семейства (%), плотность населения (тыс. экз./м²), общее число отмеченных семейств и из них число фоновых

отклонениями от него. Основной тренд состоит из четырех типов (1, 2, 5, 6), а отклонение от него – из двух (3, 4). Отклонение от основного ряда определяется степенью затенения кронами деревьев, заливанием в половодье и хозяйственной деятельностью человека в виде распахки и застроенности.

Наибольшая плотность населения и таксономическое разнообразие орибатид характерны для типа населения оптимальных местообитаний (24 тыс. экз./м²/49 семейств), что обусловлено высокой теплообеспеченностью, облесенностью и благоприятными микроклиматическими условиями станций обитания. Данный тип объединяет варианты населения среднегорной пихтово-кедровой и елово-пихтовой тайги, березово-еловых и березово-осиновых лесов, прочего низкогорья, лугов-перелесков и березово-осиновых лесов предгорий. В него вошли каменистые тундры, почвы которых за счет нагретых солнцем камней способны длительно сохранять тепло и в сочетании с увлажнением создают благоприятную обстановку для обитания орибатид, как и дневных чешуекрылых. Внутреннее сходство входящих в данный тип вариантов наибольшее и составляет 39 %.

При переходе к следующему типу пессимальных верхней части среднегорных и заболоченных предгорных местообитаний (сходство 25 %), происходит снижение плотности и таксономического богатства (12/35). Сюда вошли сообщества среднегорных редколесий с лугами и ерниками, кедровой тайги и предгорных низинных закустаренных болот. Снижение плотности населения и разнообразия обусловлено отрицательным влиянием заболоченности и низкой теплообеспеченности. Внутреннее сходство составляет 32 %.

Типы населения экстремальных ерниковых и мохово-лишайниково-тундровых местообитаний имеют более низкие показатели суммарного обилия и таксономического богатства: 5/28 и 2/13 соответственно. Это связано со снижением теплообеспеченности при увеличении абсолютных высот.

Отклонение от основного тренда сообществ орибатид пессимальных местообитаний представлено вариантами среднегорных вырубков и низкогорных пойменных лугов-выянок (внутреннее сходство 35 %). Оно

связано с заливанием в половодье и затененностью кронами деревьев. Эти факторы снижают плотность и таксономическое богатство (10 /34).

Влияние распахки и застроенности на величину плотности и таксономического богатства в низко- и предгорных полях, залежах и поселках приводит к обеднению сообществ (6 /25). У этого типа отмечено высокое внутреннее сходство входящих в него вариантов – 40 %.

Таким образом, пространственная неоднородность населения орибатид определяется влиянием теплообеспеченности, обусловленной абсолютными высотами местности, степенью затенения, определяемой составом лесобразующих пород и возобновлением кедра, заливанием в половодье и хозяйственной деятельностью человека.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ

Под пространственно-типологической организацией населения животных понимаются общий характер его территориальной неоднородности (пространственная структура), а также набор и сила влияния факторов среды, сопряженных с пространственным изменением облика населения [25]. Наибольшая оценка связи (доля учтенной дисперсии на матрице коэффициентов сходства сообществ) неоднородности населения и среды (табл. 3) свойственна пояности (38 %), меньше – облесенности и составу лесобразующих пород (35 и 28 %), еще меньше – неоднородности в теплообеспеченности, определяемой абсолютными высотами местности и затененности (25 и 20 %). Влияние остальных факторов существенно меньше. Так, влиянием закустаренности объясняется 13 % дисперсии населения. Почти вдвое отличается по силе связи с изменчивостью населения орибатид мозаичность. Значительно уступают им антропогенное влияние и увлажненность. Всеми выявленными структурообразующими факторами учитывается 68 % дисперсии. Суммарная информативность структуры и классификации населения равна 71 %, а общая по всем факторам и режимам – 85 % (коэффициент множественной корреляции – 0,92).

Т а б л и ц а 3

Оценка силы и общности связи факторов среды и неоднородности населения орибатид Северо-Восточного Алтая

Фактор, режим	Учетная дисперсия, % по обилию
Поясность	38*
Облесенность	35
Состав лесообразующих пород	28
Абсолютные высоты	25
Затененность	20
Закустаренность	13
Мозаичность	7
Антропогенное влияние	3
Заливание в половодье	2
Увлажненность	0,9
Заболоченность	0,8
Каменистость	0,6
Все факторы	68
Режимы: структурные	65
классификационные	54
Все режимы	71
Все факторы и режимы	85
Коэффициент корреляции	0,92

*Жирным шрифтом выделены основные (первые по значению) структурообразующие факторы.

Неоднородность среды на конкретной территории определяет изменения животного населения, поэтому набор факторов, определяющих пространственную неоднородность населения панцирных клещей, сходен с таковым по всем беспозвоночным, где в первые три по значимости фактора входят поясность, состав лесообразующих пород и абсолютные высоты местности, но сила их проявления различна [16]. По населению орибатид и птиц значима еще облесенность. Наибольшее влияние поясности также отмечено у пойкилотермных позвоночных [4] и дневных бабочек [8, 9]. Для млекопитающих [3] значимо влияние затененности и состава лесообразующих пород, для иксодовых клещей и блох [5–7] – абсолютных высот местности и поясности, для дневных бабочек, жуужелиц [11, 12], муравьев [10] и пойкилотермных позвоночных – состава лесообразующих пород и поясности.

Связь панцирных клещей с факторами среды в целом выше, чем пресмыкающихся, жуужелиц, хортобионтов и дневных бабочек,

но ниже, чем иксодовых клещей, блох и остальных позвоночных.

ВЫВОДЫ

Проведенные исследования позволили сделать следующие выводы.

1. Высотно-поясные изменения плотности населения, таксономического и фонового богатства орибатид Северо-Восточного Алтая носят ромбовидный характер. Показатели сначала увеличиваются от предгорного лесостепного пояса к низкогорному лесному подпоясу, а потом уменьшаются, вплоть до высокогорных тундр.

2. Пространственная неоднородность населения панцирных клещей обусловлена изменением абсолютных высот местности и связанной с ними теплообеспеченности, степенью затенения, определяемой составом лесообразующих пород, заливанием в половодье и хозяйственной деятельностью человека.

3. Основными структурообразующими факторами являются поясность, облесенность и состав лесообразующих пород. Набор выявленных факторов можно считать полным, так как информативность представлений о структурообразующих факторах и природных режимах в целом составила 85 % дисперсии населения, что соответствует множественному коэффициенту корреляции, равному 0,92.

Авторы признательны С. Б. Иванову и И. И. Марченко за помощь в сборе материала, Л. В. Писаревской – за математическую обработку данных и Ю. С. Равкину за помощь в интерпретации результатов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ю. С. Равкин, Орнитология, вып. 8, М., 1967, 175–191.
2. Ю. С. Равкин, Птицы Северо-Восточного Алтая, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1973.
3. И. В. Лукьянова, Проблемы зоогеографии и истории фауны, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1980, 255–273.
4. К. В. Граждан, К. В. Торопов, У. Ю. Веряскина, Животный мир Алтае-Саянской горной страны, Горно-Алтайск, 1999, 43–50.
5. Ю. В. Дроздова, Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1967, 21–30.
6. В. Ф. Сапегина, Там же, 38–46.
7. В. Ф. Сапегина, Ю. С. Равкин, Там же, 148–150.
8. П. Ю. Малков, Сиб. экол. журн., 1999, 5, 563–571.

9. П. Ю. Малков, Пространственно-временная организация населения дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Северо-Восточного Алтая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Новосибирск, 2002.
10. С. В. Чеснокова, Л. В. Омельченко, *Сиб. экол. журн.*, 2004, **11**: 4, 481–492.
11. С. Б. Иванов, Пространственно-временная организация населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Северо-Восточного Алтая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Новосибирск, 2007.
12. С. Б. Иванов, Р. Ю. Дудко, *Сиб. экол. журн.*, 2006, **13**: 4, 457–467.
13. С. М. Пономарева, П. Ю. Малков, В. В. Дубатовол и др., VIII Междунар. конф., Горно-Алтайск, 2007, 183–191.
14. Ю. С. Равкин, VII Всесоюз. зоогеогр. конф, М., Наука, 1989, 264–267.
15. Е. С. Равкин, Ю. С. Равкин, Птицы равнин Северной Евразии, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 2005.
16. Ю. С. Равкин, С. Г. Ливанов, Факторная зоогеография, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 2008.
17. Н. В. Ананьева, Л. Г. Гришина, Е. В. Слепцова, VII Межрегион. совещ., Новосибирск, 2007, 16–18.
18. Н. В. Владимирова (Ананьева), Л. Г. Гришина, Е. В. Слепцова, V Всерос. конф., Новосибирск, 2008, 44–48.
19. Д. А. Криволицкий, Ф. Лебрен, М. Кунст и др., Панцирные клещи: морфология, развитие, филогения, экология, методы исследования, характеристика модельного вида *Nothrus palustris* С. L. Koch, 1839, М., Наука, 1995.
20. Г. С. Самойлова, Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1967, 5–18.
21. А. В. Куминова, Растительный покров Алтая, Новосибирск, 1960.
22. М. С. Гиляров, Методы почвенно-зоологических исследований, М., Наука, 1975.
23. P. Jaccard, *Bull. Soc. Vaund. Sci. Nat.*, 1902, **38**, 69–130.
24. Р. Л. Наумов, Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Моск. обл. пед. ин-т, 1964.
25. В. П. Терентьев, *Вестник Ленинград. ун-та*, 1959, **9**, 137–141.
26. Ю. С. Равкин, Птицы лесной зоны Приобья, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1978.
27. Р. И. Злотин, Д. А. Криволицкий, *Pedobiologia*, 1969, **9**, 254–270.
28. П. П. Второв, Д. А. Криволицкий, Там же, 1968, **8**, 123–133.
29. У. Я. Штанчаева, *Acarina*, 2001, **9**: 2, 177–221.
30. Б. Баяргогтох, Фауна и население панцирных клещей Монголии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук, М., Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, 2007.
31. М. И. Сиротенко, И. Н. Ильясов, Труды НИИ ветеринарии, Душанбе, 1963, **1**, 137–146.
32. В. В. Меламуд, Проблемы инвентаризации живой и неживой природы в заповедниках, М., 1988, 207–216.
33. Е. В. Гордеева, Экология почвенных беспозвоночных, М., 1973, 195–202.
34. Л. Г. Гришина, II акарол. совещ., Киев, 1970, 160–162.
35. Л. Г. Гришина, III Всесоюз. совещ., М., 1969, 55–57.
36. Л. Г. Гришина, Членистоногие Сибири, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1978, 6–31.
37. Л. Г. Гришина, *Pedobiologia*, 1973, **13**, 81–89.
38. Л. Г. Гришина, Экология и структура населения почвообитающих животных Алтая, Новосибирск, 1973, 139–181.
39. А. П. Кузякин, *Учен. зап. МОПИ им. Н. К. Крупской*, М., 1962, **109**: 1, 3 – 182.
40. Ю. С. Равкин, Пространственная организация населения птиц лесной зоны, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1984.

Spatial-Typological Organization of the Oribatid Mites Population of the North-Eastern Altay

N. V. VLADIMIROVA, L. G. GRISHINA, E. V. SLEPTSOVA*

*Institute of Animal Systematics and Ecology SB RAS
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11
E-mail: zm@eco.nsc.ru*

*Myrny Polytechnical Institute (affiliation) of M.K. Amosov Yakutsk State University
678170, Mirny, Tikhonov str., 5/2

Major features of the spatial nonuniformity of the oribatid mite population at the territory of North-Eastern Altay are revealed on the basis of the results of investigations carried out in 2002 and 2006. The dependence of changes in the population appearance on environmental factors is evaluated.

Key words: oribatid mites, population, environmental factors, spatial-typological organization, North-Eastern Altay.