

УДК 595.423 (477.61)

© 1999 г. А. Д. ШТИРЦ

### РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARIFORMES, ORIBATEI) ПО СТЕПНОЙ КАТЕНЕ СТАНИЧНО-ЛУГАНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Катена представляет собой по масштабу среднее звено структуры ландшафта, промежуточное между элементарной ячейкой биосферы – биогеоценозом – и таким крупным выделом, как ландшафт. Катена по латыни – значит цепь. Верхние участки цепи – самая сухая часть катены, нижняя – самая влажная. Сверху вниз по катене большинство факторов меняется последовательно и плавно. Катена – самая распространенная форма организации сухопутного ландшафта, особенно степного (Мордкович и др., 1985).

Начальный элемент катены, по Б. Б. Полюнову (1956), представляет собой элювиальный ландшафт, характеризующийся отсутствием привноса веществ (кроме осадков). Конечный элемент – аккумулятивный ландшафт, характеризуется отсутствием выноса веществ. Между этими двумя элементами располагаются транзитные ландшафты, которые отличаются различным соотношением привноса и выноса веществ (Глазовская, 1964).

В июне 1998 г. нами была обследована степная катена вдоль склона озерной депрессии от водораздела к озеру Красненькое Станично-Луганского заповедника Луганской области. Были выделены три структурных элемента: элювиальный биогеоценоз (Эль-позиция) на водоразделе со степным фитоценозом, транзитный биогеоценоз (Транс-позиция) в средней части склона и аккумулятивный биогеоценоз (Ак-позиция) в депрессии рельефа.

Увеличение вниз по склону в первую очередь суммарного увлажнения почв определяет изменение растительности. Аккумулятивная позиция катены занята лугово-мятликовой формацией, которая развита по днищу понижения оз. Красненькое; транзитная, достаточно увлажненная, позиция – остепненным лугом; элювиальная, наиболее сухая, – типчаковым степным сообществом.

На протяжении пологого склона выделены растительные ассоциации, которые закономерно сменяют друг друга и приурочены к определенным позициям катены. На Эль-позиции преобладает овсяницевая ассоциация, где кроме доминирующего дерновинного злака *Festuca rupicola*, в значительном количестве встречаются степные виды разнотравья: *Medicago romanica*, *Salvia tesquicola*, *Asparagus polyphyllus*, *Allium waldesteinii*, *Artemisia marschalliana*. На Транс-позиции также доминирует ассоциация *Festuca rupicola*, в составе которой часто встречаются лугово-степные виды *Artemisia dracunculus*, *Ranunculus polyanthemos*, *Eryngium planum*, а также *Salvia tesquicola*, *Medicago romanica*, *Potentilla obscura*. Ак-позиция занята самой влаголюбивой среди настоящих лугово-мятличных лугов ассоциацией: *Poa pratensis* + *Elytrigia repens* + *Carex praecox* + *Geranium collinum*. В многочисленном разнотравье преобладают *Althea officinalis*, *Peucedanum alsaticum*, *Rorippa brachycarpa*, *Juncus gerardii* (Кондратюк и др., 1988).

Почвы суглинистые лугово-черноземные. Проведенный анализ почвенных проб показал, что содержание гумуса на Эль-позиции составляло 3,8%, на Транс-позиции – 4,7%, на Ак-позиции – 3,5%.

Проводя сравнительный анализ панцирных клещей степной катены, следует отметить, что популяция целой катены можно рассматривать как сумму демов. По Майру (1971) и Яблокову (1980), дем – группа особей, представляющая собой экологически локализованные, но репродуктивно связанные части популяционного континуума, заключенная в рамки конкретного биогеоценоза.

Отклонение условий существования вида в ту или иную сторону от оптимума вызывает в первую очередь изменение не самих особей, а их числа (Гиляров, 1944). Как правило, этот процесс захватывает не один дем, а несколько соседствующих, обуславливая перераспределение суммы особей популяции в системе взаимосвязанных биогеоценозов. Поскольку большая плотность популяции или дема – один из признаков процветания вида, а низкая – угнетенности вида, то точное размещение в системе местообитаний наиболее крупных частей популяции наилучшим образом характеризует непосредственную приспособленность организма (Шварц, 1980; Пианка, 1981).

Для изучения характера распределения популяции орибатид по степной катене были отобраны 45 проб (5×5×10 см) верхнего слоя почвы с подстилкой и травянистой

растительностью. Пробы брали по трансекте вдоль катены в 15-кратной повторности (через 1 м) на трех позициях: элювиальной (Эль), транзитной (Транс) и аккумулятивной (Ак).

Выгонка панцирных клещей проводилась в термозклекторах Тульгрена–Берлезе в течение 3 суток. Всего извлечено 1894 экземпляров взрослых орибатид, отнесенных к 34 видам. Средняя плотность составила 16840 экз./м<sup>2</sup>. Для анализа структуры доминирования принята система Тишлера из Энгельманна (Engelmann, 1978). Для оценки биоразнообразия рассчитаны индекс Шеннона (H') и индекс выровненности Пиелу (e) по стандартным формулам (Одум, 1986).

Результаты исследований представлены в таблице 1.

Таблица 1

**Видовой состав, численность и индекс доминирования панцирных клещей степной катены Станично–Луганского заповедника**

Вид	Эль-позиция	Транс-позиция	Ак-позиция	Всего
<i>Liochthonius lapponicus</i> (Tragardh)	1 / 0,1*	–	–	1 / 0,1 SR
<i>Rhysotritia ardua affinis</i> Sergienko	–	–	7 / 2,3	7 / 0,4 SR
<i>Epilohmannia cylindrica cylindrica</i> (Berl.)	4 / 0,6	–	4 / 1,3	8 / 0,4 SR
<i>Hermanniella dolosa</i> Grandjean	1 / 0,1	–	1 / 0,3	2 / 0,1 SR
<i>Liodes theleproctus</i> (Hermann)	–	3 / 0,3	19 / 6,3	22 / 1,2 R
<i>Metabelba pulverulenta</i> (C. L. Koch)	2 / 0,3	–	2 / 0,7	4 / 0,2 SR
<i>Metabelba rara</i> (B.-Z.)	2 / 0,3	13 / 1,5	1 / 0,3	16 / 0,8 SR
<i>Ctenobelba</i> sp.	1 / 0,1	1 / 0,1	2 / 0,7	4 / 0,2 SR
<i>Fosseremus laciniatus</i> (Berlese)	7 / 0,8	8 / 0,9	21 / 7,0	36 / 2,0 SD
<i>Birsteinus clavatus</i> Krivolutsky	1 / 0,1	–	–	1 / 0,1 SR
<i>Liacarus coracinus</i> (C. L. Koch)	–	–	1 / 0,3	1 / 0,1 SR
<i>Ceratoppia quadridentata</i> (Haller)	–	–	1 / 0,3	1 / 0,1 SR
<i>Tectocephus velatus</i> (Michael)	62 / 8,8	189 / 21,4	8 / 2,6	259 / 13,7 E
<i>Micropopia minus</i> (Paoli)	12 / 1,7	–	8 / 2,6	20 / 1,1 R
<i>Multioppia laniseta</i> Moritz	–	–	1 / 0,3	1 / 0,1 SR
<i>Oppiella nova</i> (Oudemans)	2 / 0,3	–	3 / 1,0	5 / 0,3 SR
<i>Ramusella mihelcici</i> (Perez-Inigo)	4 / 0,6	–	10 / 3,3	14 / 0,7 SR
<i>Suctobelbella alloenasuta</i> Moritz	–	–	1 / 0,3	1 / 0,1 SR
<i>Suctobelbella hammeri</i> (Krivolutsky)	–	1 / 0,1	9 / 3,0	10 / 0,5 SR
<i>Suctobelbella perpendiculata</i> (Forslund)	4 / 0,6	–	1 / 0,3	5 / 0,3 SR
<i>Suctobelbella subcornigera</i> (Forslund)	2 / 0,3	16 / 1,8	–	18 / 1,0 R
<i>Suctobelbella</i> sp.	2 / 0,3	1 / 0,1	4 / 1,3	7 / 0,4 SR
<i>Zygoribatula frisiae</i> (Oudemans)	29 / 4,1	16 / 1,8	5 / 1,6	50 / 2,6 SD
<i>Zygoribatula</i> sp.	6 / 0,9	–	–	6 / 0,3 SR
<i>Protoribates capucinus</i> (Berlese)	6 / 0,9	–	4 / 1,3	10 / 0,5 SR
<i>Scheloribates latipes</i> (C. L. Koch)	1 / 0,1	–	1 / 0,3	2 / 0,1 SR
<i>Scheloribates</i> sp.	18 / 2,5	4 / 0,5	14 / 4,6	36 / 2,0 SD
<i>Ceratozetes minutissimus</i> Willmann	412 / 58,4	578 / 65,3	140 / 46,0	1130 / 59,6 E
<i>Punctoribates minimus</i> Shaldybina	73 / 10,4	–	5 / 1,6	78 / 4,1 SD
<i>Peloptulus phaenotus</i> (C. L. Koch)	9 / 1,3	7 / 0,8	5 / 1,6	21 / 1,1 R
<i>Peloptulus reticulatus</i> Mihelcic	3 / 0,4	4 / 0,5	8 / 2,6	15 / 0,8 SR
<i>Latilamellobates incisellus</i> (Kramer)	40 / 5,7	40 / 4,5	12 / 4,0	92 / 4,8 SD
<i>Parachipteria punctata</i> (Nicolet)	–	–	5 / 1,6	5 / 0,3 SR
<i>Galumna</i> sp.	1 / 0,1	4 / 0,5	1 / 0,3	6 / 0,3 SR
Всего (экз.)	705	885	304	1894
Количество видов	26	15	30	34
Средняя плотность (экз./м <sup>2</sup> )	18800	23600	8110	16840
Индекс Шеннона (H')	1,65	1,15	2,22	–
Индекс Пиелу (e)	0,51	0,42	0,65	–

Примечание: \* – цифрами обозначено: численность (экз.) / индекс доминирования орибатид (%). E – эудоминант (>10%), D – доминант (>5%), SD – субдоминант (>2%), R – рецедент (>1%), SR – субрецедент (<1%).

Свойство видов избирательно относиться к местообитаниям – одно из важнейших эмпирических обобщений экологии (Бей-Биенко, 1966). Использование модельной катены как шкалы абиотических факторов помогает четко различать экологические стандарты разных видов, выделять их совокупности, дифференцировать сообщества и объяснять особенности их динамики.

Избирательность проявляется в разном наборе биотопов, населенных видом, а также в предпочтении определенного из них другим. Любой вид, населяющий не один, а несколько биотопов на катене, может иметь в каком-то из них плотность дема выше, чем в остальных. Этот эффект именуется предпочтением (Стебаев, 1971).

У панцирных клещей избирательное отношение к катенному экологическому градиенту проявляется особенно четко.

В результате проведенных нами исследований была отмечена значительная вариабельность численности орибатид на трех позициях катены. Максимальная численность зарегистрирована на Транс-позиции (23600 экз./м<sup>2</sup>), минимальная – в Ак-позиции (8100 экз./м<sup>2</sup>).

При наложении на график численности графика видового разнообразия (рис. 1) получаем «обратную картину» – количество видов максимально в Ак-позиции (30 видов) и минимально на Транс-позиции (15 видов). Это объясняется тем, что основную массу панцирных клещей степной катены составляют 2 эудоминанта: *Ceratozetes minutissimus* (60%) и *Tectocepheus velatus* (14%). Колебания численности этих видов определяют общее изменение численности всего населения орибатид вдоль катены (рис. 2).

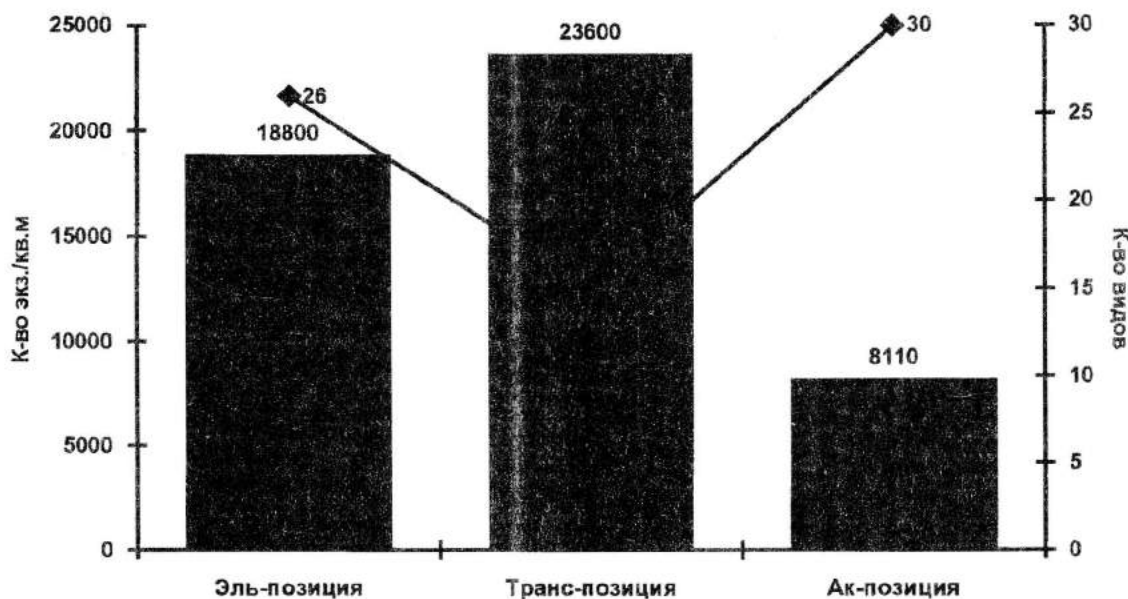


Рис. 1. Численность и видовое разнообразие панцирных клещей степной катены Станично-Луганского заповедника.

На Транс-позиции *C. minutissimus* и *T. velatus* достигают своего максимального значения (до 39 экз./пробу и 13 экз./пробу, соответственно). Минимум зарегистрирован в Ак-позиции (9 и 1 экз./пробу, соответственно для *C. minutissimus* и *T. velatus*). Вклад других видов в общую картину изменения численности невелик. Лишь некоторые субдоминанты (*Puncctoribates minimus* и *Latilamellobates incisellus*) помогают сохранять довольно стабильным этот показатель в Эль-позиции (рис. 3), доля субдоминантов на других позициях катены крайне невелика, по сравнению с долей эудоминантов.

Экологическая избирательность видов, неравномерность количественного распределения отдельных популяций и населения панцирных клещей обуславливают формирование на катене определенных и неповторимых сочетаний видов, приуроченных к конкретным ее позициям. В этих сочетаниях основу населения составляют несколько видов, предпочитающих данную позицию катены, т. е. встречающихся там в большом количестве и наиболее часто. Доминантов дополняют виды, которые сами обязательно являются доминантами других позиций катены (Стебаев, 1971). В любой промежуток времени и при усреднении сезонных и многолетних данных население каждой позиции катены сохраняет свою оригинальность, поэтому может

рассматриваться как особое сообщество. Поскольку большинство видов-доминантов любого сообщества составляет некоторую долю состава других сообществ катены, то все они (сообщества) в той или иной мере похожи друг на друга (Мордкович и др., 1985).

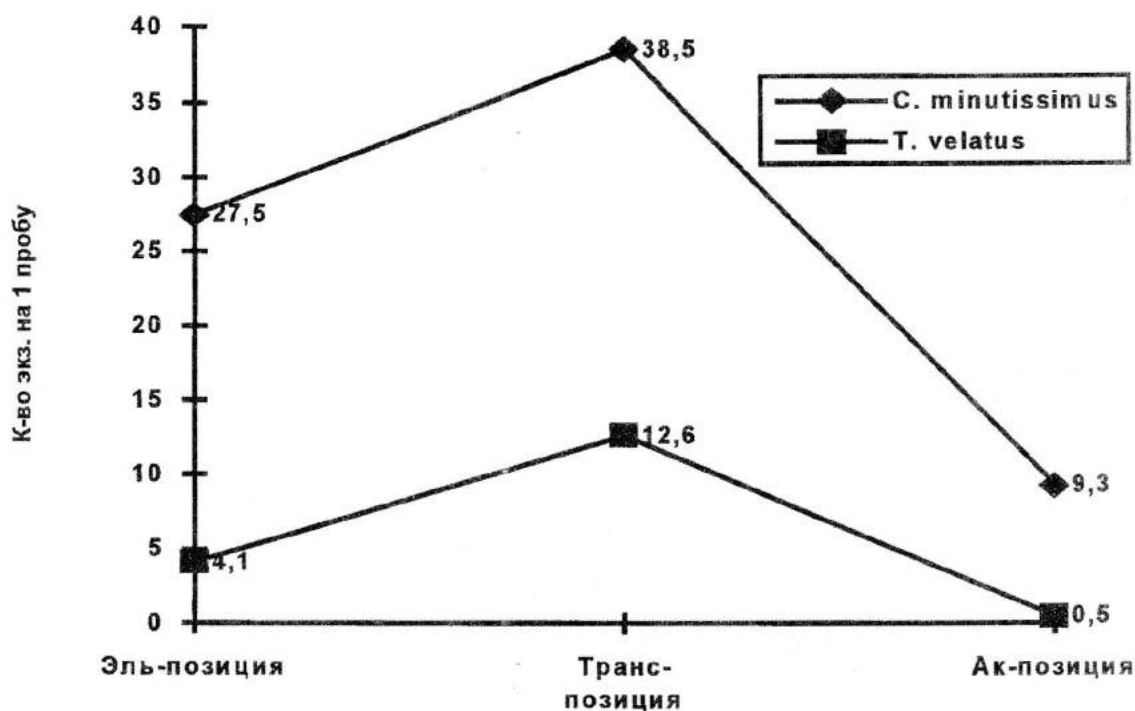


Рис. 2. Изменение численности эудоминантов на катене.

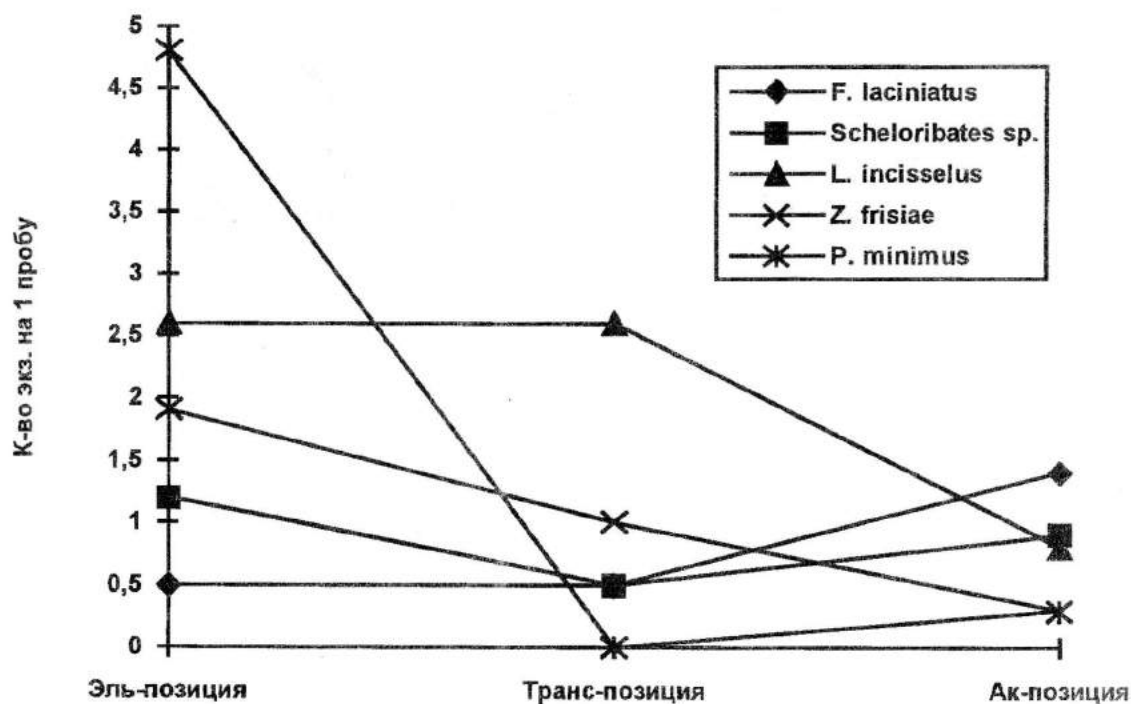


Рис. 3. Изменение численности субдоминантов на катене.

Для оценки сложности структуры сообщества используются различные индексы разнообразия, среди которых наибольшее применение получил информационный индекс Шеннона. Этот индекс суммирует большое количество информации о численности и видовом составе организмов, учитывая число видов и степень их доминирования:

$$H' = -\sum \frac{n_i}{N} \ln \frac{n_i}{N},$$

где  $H'$  – индекс биоразнообразия,  $n_i$  – численность  $i$ -го вида,  $N$  – общая численность всех видов.

Индекс разнообразия представляет собой формализацию, широко используемую для оценки сложности любых типов систем и отражает важную сущность сообществ организмов. Возрастание величины индекса указывает на увеличение однородности структуры изучаемой системы, наоборот, снижение показывает, что структура становится менее однородной и возрастает доминирование ее отдельных элементов. В первом случае мы имеем дело с более сложно организованной структурой (Алимов, 1998).

На исследуемых нами позициях степной катены показатель биоразнообразия уменьшается от Эль-позиции, где он составляет 1,65 к Транс-позиции (1,15) и затем резко увеличивается к Ак-позиции (2,22). Таким образом, максимальное значение приходится на аккумулятивную часть, минимальное – на транзитную.

Те же тенденции отражает и индекс выровненности Пиелу ( $e$ ):

$$e = \frac{H'}{\ln S},$$

где  $H'$  – индекс Шеннона,  $S$  – число видов.

В данном случае, минимальная выровненность и, соответственно, максимальное доминирование отмечены на Транс-позиции (0,42), максимальная выровненность – на Ак-позиции (0,65). Таким образом, выровненность по катене также уменьшается от Эль- (0,51) к Транс-позиции и увеличивается от Транс- к Ак-позиции (табл. 1).

Проводя анализ структуры доминирования следует отметить, что на Эль-позиции доминирующие виды (эудоминанты+доминанты) в целом составляют 83%. При этом довольно велико количество рецедентов и субрецедентов (20 видов), на долю которых приходится 9% от общего количества видов (рис. 4).

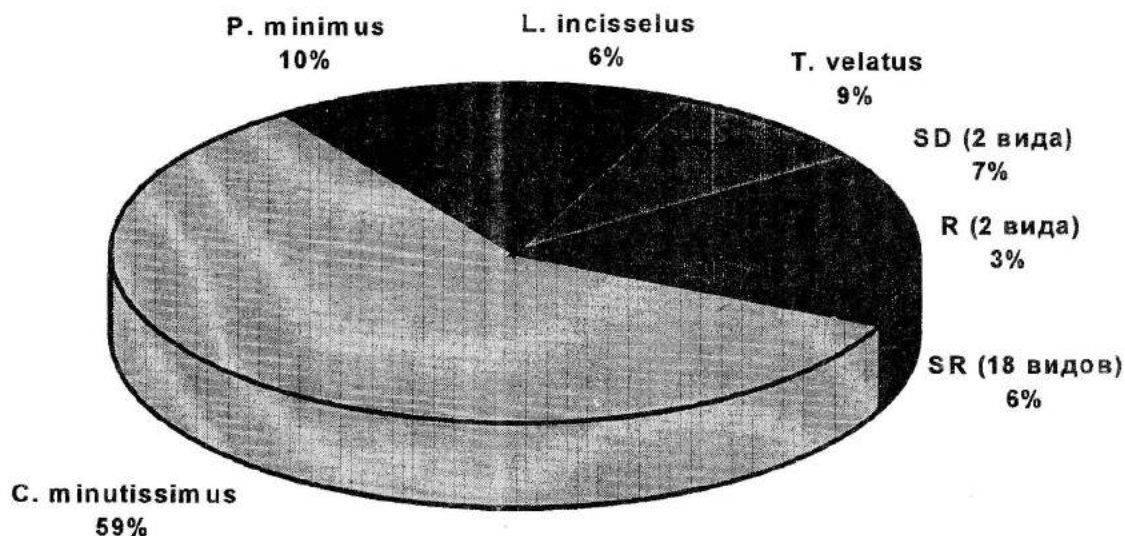


Рис. 4. Структура доминирования панцирных клещей Эль-позиции катены.

При переходе к Транс-позиции увеличивается доля *C. minutissimus* и *T. velatus* (до 66% и 21%, соответственно), полностью исчезает *P. minimus* и несколько снижается доля *L. incisselus* (рис. 5). В целом же доминирующие виды составляют 87%, доля рецедентов и субрецедентов остается на том же уровне (9%), хотя их количество снижается до 12 видов.

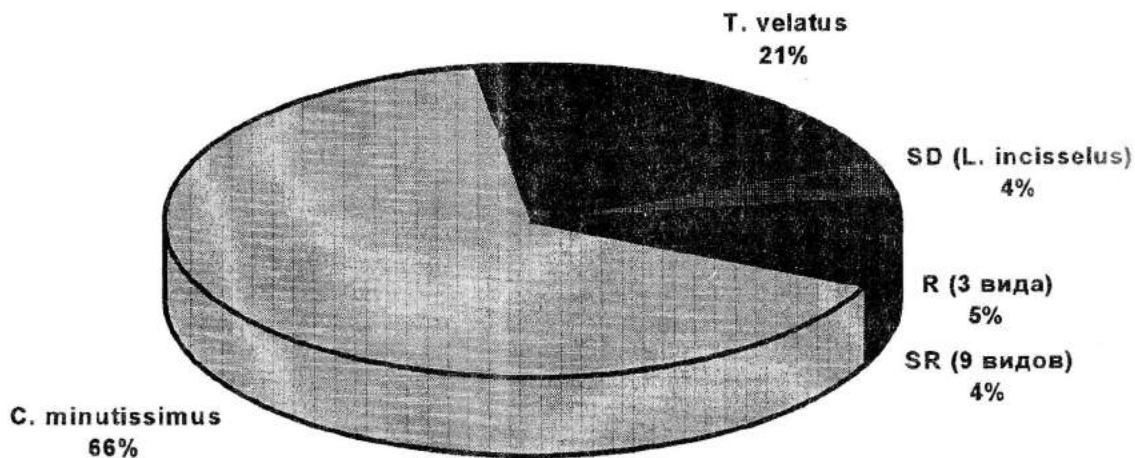


Рис. 5. Структура доминирования панцирных клещей Транс-позиции катены.

Для Ак-позиции характерно снижение доли доминирующих видов (до 60%), резкое увеличение количества субдоминантов (8 видов составляют 26%), появление новых доминантов *Fosseremus laciniatus* и *Liodes theleproctus*, а также увеличение рецедентных и субрецедентных видов до 19, которые составляют в целом 14% (рис. 6).

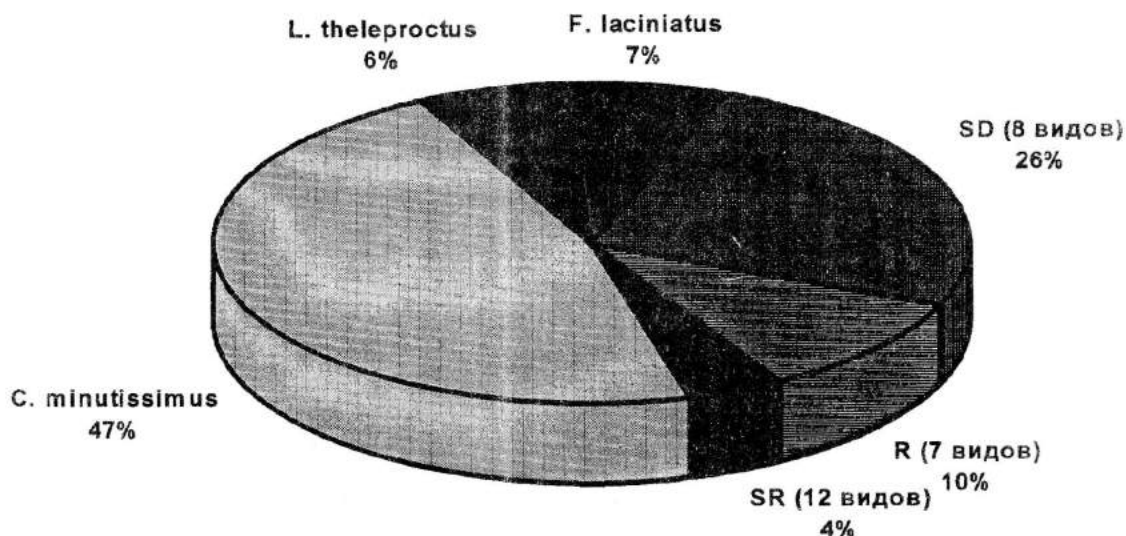


Рис. 6. Структура доминирования панцирных клещей Ак-позиции катены

Таким образом четко прослеживается тенденция увеличения роли доминирующих видов при переходе от Эль- к Транс-позиции и резкое снижение при переходе от Транс- к Ак-позиции, при одновременном росте доли малочисленных видов.

Население орибатид обследованной степной катены представлено 9 морфо-экологическими типами. Ведущее место в комплексе орибатид Эль-позиции занимают вторично-неспециализированные формы (76,6%) и, в частности, представители орибатулоидного типа, которые составляют 66,9% от общей численности (табл. 2; рис. 7).

Несколько ниже доля обитателей мелких почвенных скважин (20,2%), причём распределение между оплиоидным и пункторибатоидным типами практически равномерное (9,8% и 10,4%, соответственно), хотя оплиоидный тип представлен 10 видами, а пункторибатоидный – всего одним. Доля представителей обитателей поверхности почвы и глубокопочвенных форм незначительна.

Вниз по катене, на Транс-позиции, резко увеличивается доминирование вторично неспециализированных форм – до 91,6% (в 2 раза увеличивается доля представителей тектоцефоидного типа – до 21,3%). Несколько возрастает также количество представителей орибатулоидного типа – до 70,3%, при этом общее количество неспециализированных форм снижается до 4 видов. Резко уменьшается и доля обитателей мелких почвенных скважин – до 4,8%, которые представлены всего одним видом из оппиоидного комплекса. За счёт представителей дамеоидного и галюмноидного морфо-экологических типов повышается доля обитателей поверхности почвы – до 3,6%. Транзитная позиция характеризуется отсутствием представителей карабодоидного, пункторибатоидного, ломаниоидного и ориботритиоидного типов (табл. 2; рис. 7).

Таблица 2

**Морфо-экологические типы панцирных клещей степной катены  
Станично-Луганского заповедника**

Морфо-экологические типы	Эль-позиция			Транс-позиция			Ак-позиция		
	Количество экз.	% от общей численности	Количество видов	Количество экз.	% от общей численности	Количество видов	Количество экз.	% от общей численности	Количество видов
<b>ОБИТАТЕЛИ ПОВЕРХНОСТИ ПОЧВЫ</b>	19	2,7	7	32	3,6	6	44	14,5	9
Галюмноидный	13	1,8	3	15	1,7	3	19	6,3	4
Карабодоидный	1	0,2	1	–	–	–	1	0,3	1
Дамеоидный	5	0,7	3	17	1,9	3	24	7,9	4
<b>ОБИТАТЕЛИ МЕЛКИХ ПОЧВЕННЫХ СКВАЖИН</b>	142	20,2	11	42	4,8	5	68	22,4	11
Оппиоидный	69	9,8	10	42	4,8	5	63	20,7	10
Пункторибатоидный	73	10,4	1	–	–	–	5	1,7	1
<b>ГЛУБОКОПОЧВЕННЫЕ ФОРМЫ</b>	4	0,5	1	–	–	–	4	1,3	1
Ломаниоидный	4	0,5	1	–	–	–	4	1,3	1
<b>ОБИТАТЕЛИ ТОЛЩИ ПОДСТИЛКИ</b>	–	–	–	–	–	–	7	2,3	1
Ориботритиоидный	–	–	–	–	–	–	7	2,3	1
<b>НЕСПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫЕ ФОРМЫ</b>	540	76,6	7	811	91,6	4	181	59,5	8
Орибатулоидный	472	66,9	5	622	70,3	3	169	55,6	6
Тектоцефоидный	68	9,7	2	189	21,3	1	12	3,9	2

Вниз по катене, на Транс-позиции, резко увеличивается доминирование вторично неспециализированных форм – до 91,6% (в 2 раза увеличивается доля представителей тектоцефоидного типа – до 21,3%). Несколько возрастает также количество представителей орибатулоидного типа – до 70,3%, при этом общее количество неспециализированных форм снижается до 4 видов. Резко уменьшается и доля обитателей мелких почвенных скважин – до 4,8%, которые представлены всего одним видом из оппиоидного комплекса. За счёт представителей дамеоидного и галюмноидного морфо-экологических типов повышается доля обитателей поверхности почвы – до 3,6%. Транзитная позиция характеризуется отсутствием представителей карабодоидного, пункторибатоидного, ломаниоидного и ориботритиоидного типов (табл. 2; рис. 7).

Население панцирных клещей Ак-позиции катены представлено всеми 9 морфо-экологическими типами. В условиях аккумулятивной депрессии отмечено снижение численности представителей вторично неспециализированных форм до 59,5% (при этом существенно снижается доля представителей тектоцефоидного типа – до 3,9%), но возрастает их видовое разнообразие (до 8 видов). Увеличивается доля обитателей мелких почвенных скважин – до 22,4%, в основном за счёт представителей оппиоидного типа (20,7%). При этом общее видовое разнообразие почвенных скважников увеличивается до 11 видов. Значительно возрастает и доля обитателей поверхности почвы – до 14,5%, представленных 9 видами. Это происходит в основном за счёт дамеоидного и галюмноидного морфо-экологических типов. Только на Ак-позиции зарегистрированы представители ориботритиоидного типа (табл. 2; рис. 7).

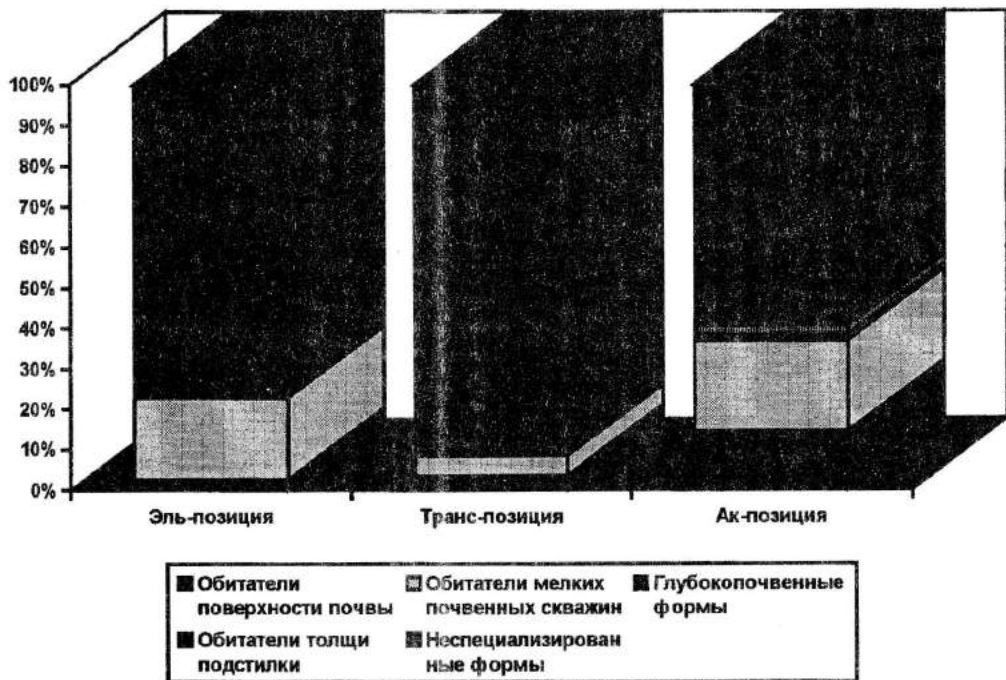


Рис. 7. Распределение адаптивных типов панцирных клещей на позициях катены.

Проведенный анализ материала позволяет еще раз подчеркнуть преимущества катенного подхода к изучению сообщества панцирных клещей степного ландшафта, структурной экосистемной единицей которого является катена.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А. Ф. Биоразнообразие как характеристика структуры сообщества // Изв. РАН. Сер. биол. – 1998. – № 4. – С. 434–439.
- Бей-Биенко Г. Я. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип // Журн. общ. биол. – 1966. – Т. 27, № 1. – С. 5–21.
- Гиляров М. С. Соотношение размеров и численности почвообитающих животных // Докл. АН СССР. – 1944. – Т. 43, № 6. – С. 283–289.
- Глазовская М. А. Геохимические основы типологии и методики исследований природных ландшафтов. – М.: Изд-во МГУ, 1964. – 229 с.
- Кондратьев Е. Н. и др. Луганский государственный заповедник. – К.: Наук. думка, 1988. – 188 с.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. – М.: Мир, 1971. – 455 с.
- Мордкович В. Г., Шатохина Н. Г., Титлянова А. А. Степные катены. – Новосибирск: Наука, 1985. – 115 с.
- Одум Ю. Экология. – М.: Мир, 1986. – Т. 2. – 376 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 399 с.
- Полынов Б. Б. Геохимические ландшафты. – М.: Изд-во АН СССР, 1956. – С. 477–486.
- Стебаев И. В. Экологическое своеобразие и пространственная структура почвенно-зоологических комплексов каштановых и сопутствующих им почв гор юга Сибири: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – М., 1971. – 49 с.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. – М.: Наука, 1980. – 278 с.
- Яблоков А. В. Фенетика. – М.: Наука, 1980. – 133 с.
- Engelmann H.-D. Zur Dominanzklassifizierung von Bodenartropoden // Pedobiologia. – 1978. – 18, Hf. 5/6. – S. 378–380.

*Донецкий государственный университет*



A. D. SHTIRTS

**DISTRIBUTION OF ORIBATID MITES IN STEPPE CATENA  
OF THE STANICHNO-LUGANSKY RESERVE**

*Donetsk State University*

**S U M M A R Y**

A comparative analysis of steppe catena oribatids has been made, and their attitude to the catena ecological gradient has been studied. Here are main biocenosis characteristics: size and density of population, species diversity. The structure of dominating in EI-, Trans- and Ak-positions of the catena is analyzed. A tendency of increasing the role of dominating species at transition from EI- to Trans-position and a sharp decrease from Trans- to Ak-position, with a simultaneous increase of less numerous species are observed. The maximum size is found in Trans-position, the maximum species diversity – in Ak-position.