

НАСЕЛЕНИЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ (ПЕДО- И ХОРТОБИОНТОВ) ГОРНОГО АЛТАЯ: ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА*

А. А. ПОДГОРНАЯ, М. Г. СЕРГЕЕВ

*Новосибирский государственный университет, Россия
Институт систематики и экологии животных СО РАН,
Новосибирск, Россия
e-mail: mgs@fen.nsu.ru*

The article deals with distribution patterns of terrestrial invertebrate biomass in the Altai Mts. The special database (101 rows and 25 columns) is created for comparative analyses and future GIS development. It includes data on air-dry biomass of soil and herbage invertebrates (pedo- and chorthobionts) in the main types of ecosystems in the Altai Mts. The spatial-typological structure of their assemblages' distribution is revealed. The main factor determining this structure is a vegetation type. The influence of relief, altitudes and heat fluxes are less significant. All factors and regimes can explain 68 % of the variability of assemblages.

Беспозвоночные животные (Invertebrata) — наиболее многочисленная и одна из самых процветающих групп организмов. Благодаря высокой численности и биомассе они являются основными потребителями органического вещества, участвуют в формировании почвенного плодородия, а сами служат пищей для других организмов [1–5]. По количественным показателям, отражающим роль в биогеоценотических процессах, беспозвоночные примерно равноценны другому звену гетеротрофного комплекса — почвообитающим одноклеточным, с которыми находятся в тесных и разнообразных взаимоотношениях [2, 5–7]. В наземных экосистемах гетеротрофам, особенно беспозвоночным, принадлежат специфичные (регуляторные) функции [8, 9].

Почвенные беспозвоночные (т. е. педобионты) участвуют в процессах трансформации первичной продукции, играют существенную роль в миграции химических элементов, осуществляют механическое воздействие на грунты, а также стимулируют деятельность прочих компонентов трофических сетей [2, 5–7, 9]. Беспозвоночные, живущие вне почвы: над ней, в том числе в травостое (т. е. хортобионты), также являются важными биотическими факторами почвообразования [1, 10, 11] и влияют на характер растительного покрова. Большая часть потока энергии, проходящего через местных наземных

*Работа выполнена при финансовой поддержке Интеграционных проектов СО РАН № 124 (2003–2005 гг.), № 56 (2006–2008 гг.), а также проекта № 2.1.1.5218 программы “Развитие научного потенциала высшей школы (2006–2008 гг.)”.

© Институт вычислительных технологий Сибирского отделения Российской академии наук, 2007.

травоядных животных, передается через Invertebrata: только одни саранчовые могут потреблять больше зеленой фитомассы, чем домашний скот. Поэтому понимание значения беспозвоночных в травянистых экосистемах очень существенно для обеспечения устойчивости естественных ландшафтов [12].

Изучение населения беспозвоночных животных необходимо для выявления их роли в функционировании и поддержании устойчивости различных типов ландшафтов, в том числе антропогенных. Особенно важны подобные исследования в регионах перспективного освоения. Одной из таких территорий является Горный Алтай (в пределах России — Республика Алтай и горный юг Алтайского края). В имеющихся публикациях по животному населению этот регион освещен крайне неравномерно: проводится либо его краткая характеристика в пределах более обширной территории, либо дана локализованная характеристика конкретной группы организмов. Вместе с тем к настоящему времени накоплены достаточно представительные данные по численности, а также биомассе основных групп Invertebrata, заселяющих травостой, подстилку и почву в наиболее распространенных типах его экосистем. Это дает возможность выявить основные закономерности распределения населения беспозвоночных в пределах Горного Алтая. Они будут охарактеризованы в специальной серии публикаций, первая из которых посвящена выявлению пространственно-типологической структуры населения беспозвоночных (педо- и хортобионтов) Горного Алтая и основных факторов, ее определяющих.

1. Материалы и методы

Оценка общих запасов биомассы беспозвоночных животных по экосистемам Горного Алтая основана на всех доступных материалах, опубликованных и неопубликованных. Основной массив сформирован на базе данных по распределению педо- и хортобионтов, собранных комплексными экспедициями кафедры общей биологии и экологии НГУ и Института систематики и экологии животных СО РАН (1988–2000, 1999–2002 гг.) под руководством М. Г. Сергеева главным образом в Центральном, Северном и Северо-Западном Алтае и экспедициями Института систематики и экологии животных (2002–2004 гг.) под научным руководством Ю. С. Равкина в Северо-Восточном Алтае [13], а также материалов летних полевых практик кафедры общей биологии и экологии НГУ. Из длинного ряда использованных публикаций следует выделить содержащие представительные данные по численности отдельных групп животных: кольчатые черви [14, 15], почвенные клещи [16], ногохвостки [17], мезоартроподы [15, 18, 19], прямокрылые [20–22], муравьи [23, 24]. Опубликованы также материалы по микроартроподам и хортобионтам Северо-Восточного Алтая [13]. Кроме того, дополнительные ссылки приведены в двух опубликованных монографиях [25, 26]. Во всех случаях первичные данные получены с помощью стандартных методов учета [3, 27, 28 и др.].

Первичные данные привязаны к выделам карты растительности на основе имеющихся характеристик (географическое положение, растительный покров, почвы) [29]. Следует подчеркнуть, что сравнительно хорошо изучены беспозвоночные, обитающие в почве и травостое, в таких типах растительности, как черневые и мелколиственные гипергумидные леса, семиаридные и аридные степные комплексы, пахотные земли; удовлетворительно изучены темнохвойные леса и луга горных долин и гумидные высокогорные комплексы; единичны данные по горным болотам. По некоторым выделам

материалы отсутствуют вообще (например, сосновым борам Горного Алтая и горным аридным лиственничникам).

Исходные данные представлены преимущественно в виде оценок плотности (т. е. числа особей на единицу площади) либо в виде числа особей на единицу учета (например, на 100 взмахов сачком, 1 ч учета и т. п.). Однако поскольку беспозвоночные (даже без учета традиционно относимых к ним Protozoa) крайне разнообразны по размерам, целесообразно при сравнительном анализе использовать такой показатель, как биомасса (суммарная и отдельных таксономических и экологических групп).

Прямые оценки биомассы беспозвоночных в подавляющем большинстве случаев просто не могут быть получены [26, 27, 30]. Это определяется рядом обстоятельств, в первую очередь трудоемкостью, а также сложностью отлова представителей многих таксонов [26, 30]. Кроме того, методы учета часто связаны либо с фиксацией особей в жидкости, либо приводят к повреждениям; довольно часто используются методы, не связанные с изъятием особей. Хотя в некоторых случаях можно определить живую (сырую) биомассу непосредственно после отлова животных, однако при этом надо помнить, что многие организмы очень быстро теряют воду. Воздушно-сухая биомасса оценивается наиболее просто, хотя и может варьировать в зависимости от влажности воздуха и способа сушки. Определение абсолютно сухой биомассы наиболее надежно, но требует специальной подготовки образцов [27].

Косвенные оценки биомассы беспозвоночных получить существенно проще [26, 27]. Соответственно, данные по числу особей на единицу учета пересчитаны в оценки плотности с использованием имеющихся коэффициентов [20, 31, 32]; данные по плотности пересчитаны в биомассу на основе средних весовых показателей [20, 33]. Для муравьев исходные значения (плотность гнезд) перемножались на среднее количество особей в гнезде [24]. Все значения биомасс (первичные и расчетные) переведены в килограммы на гектар (кг/га). Во всех случаях приведена оценка воздушно-сухой массы [26, 30]. В тех случаях, когда для одной растительной формации имелись разные оценки, рассчитаны их арифметические средние. Исключены все сомнительные оценки, а также крайне немногочисленные данные по почвообитающим круглым червям.

Данные по биомассе объединены для следующих крупных функциональных и таксономических групп (в основном ранга отряда).

1. Тип кольчатые черви (Annelida): Lumbricidae (дождевые черви), Enchytraeidae.

2. Тип членистоногие (Arthropoda), в том числе:

— почвообитающие микроартроподы: Acarina s. l. (клещи), Collembola (ногохвостки);

— почвообитающие и подстилочные мезоартроподы: Aranei (пауки), Coleoptera (жесткокрылые), Diptera (двукрылые), Heteroptera (полужесткокрылые), Homoptera (равнокрылые), Hymenoptera (перепончатокрылые), Lepidoptera (чешуекрылые), Myriapoda (многоножки);

— членистоногие-хортобионты: Acarina s. l. (клещи), Aranei (пауки), Coleoptera (жесткокрылые), Collembola (ногохвостки), Diptera (двукрылые), Hemiptera (полужесткокрылые), Homoptera (равнокрылые), Hymenoptera (перепончатокрылые) (без Formicidae), Formicidae (муравьи), Lepidoptera (чешуекрылые), Orthoptera (прямокрылые), прочие отряды.

3. Тип моллюски (Mollusca).

При анализе материалов выявлены лакуны, отражающие отсутствие данных либо их недоступность. Эти пропуски заполнены путем экстраполяции. При этом использовались конкретные оценки, относящиеся к выделам, максимально близким по характеру

почвенно-растительного покрова [25]. В результате создана база данных по воздушно-сухим биомассам основных таксономических групп беспозвоночных. Она включает 101 запись, соответствующую выделам, показанным на эколого-фитоценотической карте гор Южной Сибири [29], и 25 полей, соответствующих перечисленным выше таксонам.

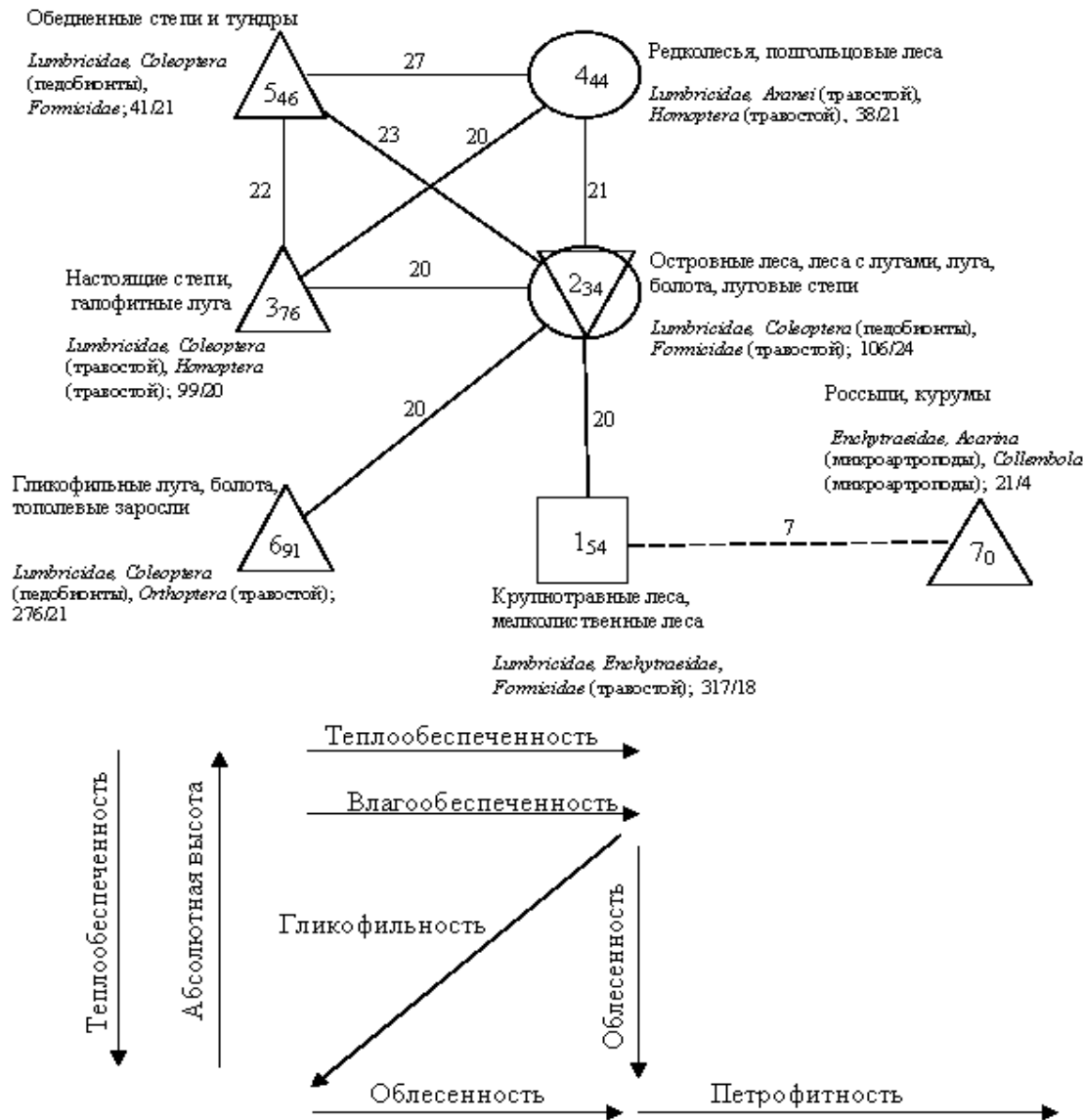
Анализ данных по биомассам беспозвоночных выполнен с помощью совокупности методических подходов и программного обеспечения, специально разработанного и используемого в лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН [34–36].

2. Результаты и обсуждение

Пространственно-типологическая структура населения беспозвоночных Горного Алтая показана на рисунке. Для ее выявления использован качественный аналог факторного анализа [34, 36]. По матрице межгруппового сходства, которое оценивалось с помощью коэффициента Жаккара для количественных данных, методом корреляционных плеяд построен структурный граф (фактически классификация с учетом значимых связей между группами). При этом учтены межгрупповые связи выше порога, выбираемого так, чтобы выявленные тренды отображались наилучшим образом, а сам граф можно было построить в двумерном пространстве [35]. Непонятные или случайные отклонения (особенно единичного характера) перенесены в те таксоны, где они должны быть исходя из экспертной оценки.

На рисунке квадратом обозначены типы, соответствующие лесным сообществам, кружком — местообитания с чередованием облесенных и открытых участков, треугольником — открытые местообитания (основанием вниз — с низкой продуктивностью, а вверх — с высокой). Цифра и индекс внутри значка — номер типа и сходство сообществ внутри типа соответственно. Рядом со значком типа приведена характеристика растительности занимаемых им местообитаний, указаны ведущие по численности таксоны, значение биомассы и через косую черту — число фоновых таксонов. Стрелками показаны увеличение проявления основных структурообразующих факторов среды и определяемые ими тренды населения. Пунктирной линией обозначена запороговая связь [25 и др.].

Наибольшей связью обладают типы 4 и 5 (см. рисунок). Несколько слабее и примерно равны между собой связи между остальными типами, за исключением связи между типами 1 и 7. На представленной структуре четко прослеживаются две вертикальные линии типов, отражающие такие горизонтальные тренды, как тепло- и влагообеспеченность. При увеличении этих показателей заметно возрастает биомасса животных, но фоновое богатство почти не изменяется. Тренду, связанному с увеличением абсолютных высот местности и соответствующим изменением теплообеспеченности, свойственно значительное уменьшение биомассы (в 2–3 раза). Влияние облесенности прослеживается в горизонтальном и вертикальном направлении. Увеличение влияния тренда по этому фактору приводит к увеличению биомассы. Между типами 1 и 7 прослеживается тренд по петрофитности, и его увеличение приводит к значительному снижению биомассы (в 15 раз) и числа фоновых таксонов (в 4.5 раза). Увеличение гликофильности вызывает уменьшение биомассы в 2.6 раза. Следует отметить, что в большинстве случаев нет полного соответствия между изменением параметров собственно населения и характеристик окружающей среды, так как за счет взаимодействия разных факторов



Пространственно-типологическая структура населения педо- и хортобионтных беспозвоночных Горного Алтая

могут образовываться сходные сообщества, например, единый тип населения обедненных степей и тундр (см. рисунок, тип 5) включает в себя и очень холодные, и очень теплые (летом) местообитания.

Для выявления иерархии основных трендов в пространственных изменениях населения и определяющих их факторов среды, а также оценки полноты объяснения последними неоднородности населения использована программа линейной качественной аппроксимации — качественного аналога регрессионной модели [34]. Он не требует точной количественной характеристики проявления факторов среды, достаточно их балльной оценки (например, “много”, “средне”, “мало”) или ранжированных признаков. При этом приводится оценка силы связи, получаемая при анализе независимого влияния каждого фактора на население беспозвоночных, т. е. определяется, насколько хорошо можно объяснить изменение населения животных, используя только каждый из факторов в отдельности. Составленная матрица отражает изменчивость населения

Оценка силы и общности связи неоднородности среды
и населения педо- и хортобионтов Алтая

Фактор, режим	Учтенная дисперсия, %
Факторы:	
тип растительности	32
рельеф	16
абсолютная высота местности	14
теплообеспеченность	13
экспозиция склона	9
увлажненность	7
состав лесообразующих пород	7
облесенность	6
<i>Все факторы</i>	51
Режимы:	
классификационные	50
структурные	53
<i>Все режимы</i>	53
Общая информативность	68
<i>Множественный коэффициент корреляции</i>	0.82

в пространстве факторов без учета соотношения площадей, занимаемых разными выделами [36].

Описанным методом установлена следующая иерархия факторов среды. Наиболее значимо неоднородность населения педо- и хортобионтных беспозвоночных Горного Алтая (по биомассе) определяет тип растительности (32 % учтенной дисперсии — см. таблицу). Почти в два-три раза меньше влияние рельефа, абсолютных высот местности и теплообеспеченности. Сравнительно невелико воздействие экспозиции склона, увлажненности, состава лесообразующих пород и облесенности. Все факторы учитывают 51 % дисперсии населения педо- и хортобионтов Алтая, отраженных в матрице коэффициентов сходства. Почти столько же дисперсии можно снять классификационными режимами и чуть больше структурными. Всеми факторами и режимами можно объяснить 68 %, что примерно соответствует множественному коэффициенту корреляции 0.82.

Мы искренне признательны участникам экспедиционных исследований и полевых практик, принимавшим участие в сборе исходных материалов, и благодарны Ю. С. Равкину и сотрудникам лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН за помощь при анализе материалов и предоставленную возможность использования части первичных данных по численности беспозвоночных Северо-Восточного Алтая.

Список литературы

- [1] СТЕБАЕВ И.В. Характеристика надпочвенного и напочвенного зоомикробиологических комплексов степных ландшафтов Западной и Средней Сибири // Зоолог. журн. 1968. Т. 47, № 5. С. 661–674.
- [2] Гиляров М.С., СТРИГАНОВА Б.Р. Роль почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков и круговороте веществ // Итоги науки и техники. Зоология беспозвоночных. 1978. Т. 5. С. 8–69.

- [3] ВТОРОВ П.П., ВТОРОВА В.Н. Эталоны природы. М.: Мысль, 1983. 205 с.
- [4] BELOVSKY G.E., SLADE J.B. Insect herbivory accelerates nutrient cycling and increases plant production // Proc. of the National Academy of Sciences. 2000. Vol. 97. P. 14412–14417.
- [5] HUNTER M.D. Insect population dynamics meets ecosystem ecology: effects of herbivory on soil nutrient dynamics // Agricultural and Forest Entomology. 2001. Vol. 3. P. 77–84.
- [6] КОЗЛОВСКАЯ Л.С. Отношения почвенных беспозвоночных с микроорганизмами // Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука, 1980. С. 237–249.
- [7] СТРИГАНОВА Б.Р., ЧЕРНОВ Ю.И. Трофические отношения почвенных животных и их зонально-ландшафтные особенности // Структурно-функциональная организация биогеоценозов. 1980. С. 269–288.
- [8] ЗЛОТИН Р.И. Животные в наземных экосистемах: продуценты и регуляторы // Вопр. географии. 1977. № 104. С. 116–124.
- [9] WALL D.H., SNELGROVE P.V.R., COVICK A.P. Conservation priorities for soil and sediment invertebrates // Conservation Biology. Washington et al.: Island Press, 2001. P. 99–123.
- [10] ЧЕРНОВ Ю.И., ХОДАШОВА К.С., ЗЛОТИН Р.И. Наземная зоомасса и некоторые закономерности ее зонального распределения // Журн. общей биологии. 1967. Т. 28, № 2. С. 188–196.
- [11] СТЕБАЕВ И.В., КОЛПАКОВ В.Э., МОЛОДЦОВ В.В. и др. Сукцессионный метаморфоз живого покрова черноземных степей // Сиб. эколог. журн. 1996. Т. 3, № 6. С. 505–515.
- [12] ЛОКВУД ДЖ.А., БОМАР Ч.Р., УИЛЬЯМС С.Е. и др. Экология насекомых в азиатских и североамериканских степях: поражающие различия и замечательное сходство // Сиб. эколог. журн. 1997. Т. 4, № 3. С. 241–251.
- [13] СЕВЕРО-ВОСТОЧНЫЙ Алтай: животный мир и среда. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2007. (в печати)
- [14] СОКОЛОВ А.А. Значение дождевых червей в почвообразовании. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1956. 262 с.
- [15] ГРИШИНА Л.Г. Животное население черноземов и сопутствующих им почв Горного Алтая и его изменение под влиянием сельскохозяйственных обработок // Животное население почв в безлесных биогеоценозах Алтае-Саянской горной системы. Новосибирск: НГУ, 1968. С. 208–251.
- [16] ГРИШИНА Л.Г. К экологии панцирных клещей (Acariformes, Oribatei) Горного Алтая // Вопр. экологии. Вып. II. Новосибирск: НГУ, 1973. С. 139–181.
- [17] СТЕБАЕВА С.К. Экология ногохвосток (Collembola) Юго-Восточного Алтая // Вопр. экологии. Вып. II. Новосибирск: НГУ, 1973. С. 24–138.
- [18] ВОЛКОВИНЦЕР В.В. Закономерности вертикально-поясного распределения животного населения почв в Юго-Восточном Алтае // Животное население почв в безлесных биогеоценозах Алтае-Саянской горной системы. Новосибирск: НГУ, 1968. С. 140–177.
- [19] ВОЛКОВИНЦЕР В.В. Структура животного населения почв высотно-поясных ландшафтов Горного Алтая // Вопр. экологии. Вып. II. Новосибирск: НГУ, 1973. С. 195–222.

- [20] СЕРГЕЕВ М.Г. Закономерности распространения прямокрылых насекомых азиатской части СССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб.: Зоолог. ин-т РАН, 1991. 37 с.
- [21] СЕРГЕЕВ М.Г. Ландшафтные типы сообществ прямокрылых насекомых и закономерности их антропогенных изменений. Ч. 1: Горы Южной Сибири // Сиб. эколог. журн. 1999. Т. 6, № 5. С. 501–508.
- [22] ХУДЯКОВА Н.Е. Прямокрылые насекомые (Orthoptera) Северного Алтая (фауна, сезонная динамика и характер распределения сообществ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: Ин-т систематики и экологии животных СО РАН, 2004. 20 с.
- [23] ОМЕЛЬЧЕНКО Л.В. Муравьи бассейна реки Эдиган (Центральный Алтай) // Сиб. эколог. журн. 2004. Т. 11, № 4. С. 493–500.
- [24] ЧЕСНОКОВА С.В. Пространственно-типологическая организация населения муравьев (Hymenoptera, Formicidae) Северо-Восточного Алтая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: Ин-т систематики и экологии животных СО РАН, 2006. 21 с.
- [25] ИНФОРМАЦИОННАЯ теория стоимости и системные экономические оценки природных ресурсов / Под ред. К.К. Вальтуха. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1999. 584 с.
- [26] ПРИРОДНЫЕ ресурсы антропосферы: воспроизводство, стоимость, рента / Под ред. К.К. Вальтуха. М.: Янус-К, 2002. 394 с.
- [27] КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ методы в почвенной зоологии. М.: Наука, 1987. 288 с.
- [28] ПШЕНИЦЫНА Л.Б., РЕЗНИКОВА Ж.И., СЕРГЕЕВ М.Г. Количественные методы исследования экологии насекомых. Новосибирск: НГУ, 1993. 76 с.
- [29] СЕДЕЛЬНИКОВ В.П., ЛАПШИНА Е.И., КОРОЛЮК А.Ю. и др. Среднемасштабное картирование растительности гор Южной Сибири // Сиб. эколог. журн. 2005. Т. 12, № 6. С. 939–953.
- [30] СЕРГЕЕВ М.Г., МОЛОДЦОВ В.В. Пространственное распределение биомассы беспозвоночных животных Западно-Сибирской равнины // Сиб. эколог. журн. 2004. Т. 11, № 5. С. 665–670.
- [31] КАШКАРОВ Д.Н. Среда и сообщество (основы синэкологии). М.: Медгиз, 1933. 244 с.
- [32] MARSTON N., DAVIS D.G., GEBHARDT M. Ratios for predicting field populations of soybean insects and spiders from sweep-net samples // J. of Economic Entomology. 1982. Vol. 75, N 6. P. 976–981.
- [33] ВТОРОВ П.П. Биоэнергетика и биогеография некоторых ландшафтов Терской Ала-Тоо. Фрунзе: Илим, 1968. 166 с.
- [34] КУПЕРШТОХ В.Л., ТРОФИМОВ В.А., РАВКИН Ю.С. Пространственная организация населения птиц // Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1978. С. 253–269.
- [35] РАВКИН Е.С., РАВКИН Ю.С. Птицы равнин Северной Евразии. Новосибирск: Наука, 2005. 303 с.
- [36] РАВКИН Ю.С., СЕРГЕЕВ М.Г., СЕДЕЛЬНИКОВ В.П. и др. Гумус почв, растительность и животный мир Западной Сибири: картографический и кластерный анализ территориальной неоднородности информационной стоимости // Природные ресурсы России: территориальная локализация, экономические оценки. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2006.

Поступила в редакцию 11 мая 2007 г.