

УДК 574.4+591.5+5+595.767.29

## СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА САПРОФАГОВ НА СТЕПНОЙ КАТЕНЕ В ЗАВОЛЖЬЕ

© 1999 г. И. И. Любечанский, И. Э. Смелянский

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск 630091

Поступила в редакцию 13.01.98 г.

На степной катене в Самарской обл. в течение двух лет изучали население мезофауны потребителей растительного опада. Встречены: 1 вид мокриц (*Isopoda*), двупарноногая многоножка *Megaphylum rossicum*, таракан *Ectobius duskei*, 9 видов жуков-чернотелок (*Coleoptera*, *Tenebrionidae*). Плотность чернотелок максимальна в начале июня, двупарноногих многоножек – в начале июля, таракана – в августе, мокриц – в сентябре. Максимальные значения плотности этих беспозвоночных, как правило, не совпадают и по положению на катене. Мокрица и кивсяк максимально обильны в разных позициях верхнего конца катены – в сухой степи, таракан и чернотелки имеют максимумы обилия на плакоре и внизу катены – на остепненном лугу. В пределах ассамблеи чернотелок пики плотности многочисленных видов также разобщены на катене.

По линейным размерам виды чернотелок разделяются на 4 группы с межгрупповым соотношением размеров 1.32–1.40, что больше известного соотношения Хатчинсона (1.26–1.28 раза). В каждой группе имеется только по одному многочисленному виду – *Cripticus quisquillus*, *Opatrum sabulosum*, *Tenthyria nomas*, *Blaps lethifera*, размеры которых различаются еще сильнее (1.35–1.75).

Беспозвоночные-потребители растительного опада разрушают растительные остатки в детритной пищевой цепи на начальном этапе (Стриганова, 1980). В их отсутствие разложение опада идет значительно медленнее, что сказывается, в частности, на плодородии почв (Бигон и др., 1989). В настоящей работе предпринята попытка проанализировать структуру сообщества сапрофагов, относящихся к мезофауне, – крупных и средних членистоногих, первичных размельчителей растительных остатков в степных экосистемах. Рассматриваются членистоногие стоковой серии (катены) – цепи биогеоценозов, связанных почвенным и поверхностным стоком в ландшафтном единстве (Стебаев, 1963), и представляющей собой естественный выдел степного ландшафта (Мордкович и др., 1985). Краткая характеристика населения герпетобионтов дана в нашей работе (Любечанский и др., 1997). Специальное рассмотрение структуры сообщества муравьев катены дано в работах Дорошевой и др. (1998, 1998а).

### Физико-географическая характеристика катены

Изученная территория относится к району возвышенности Общий Сырт провинции Возвышенного Сыртового Заволжья (Захаров, 1971; Герасимов, Доскач, 1937). Катена расположена в 4 км юго-западнее пос. Фитали Большечерниговского р-на Самарской обл., около 52°03' с.ш. и 51°20' в.д., и представляет собой склон балки Ки-

рилов дол, лежащей на водоразделе рек Большой Иргиз и его притока Росташа. Этот водораздел является частью системы Синего Сырта – крупного плосковершинного увала, разделяющего водосборы рек бассейнов Волги и Урала.

Склон имеет слабовыпуклый профиль неодинаковой крутизны, с перепадом высот 31.75 м и протяженностью около 440 м. Экспозиция склона южных румбов. Катена лежит в виде стрелки между основной балкой Кирилова дола (долиной ручья) и ее правым притоком. Вследствие такого положения в рельефе, участок водораздельного склона в изученном профиле представлен узким (порядка 1 м) гребнем со скатами в обе балки.

По геоботаническому районированию описываемая территория относится к Ергенинско-Заволжской степной подпровинции Заволжско-Казахстанской степной провинции Причерноморско-Казахстанской подобласти степной области Евразии (Степи Евразии, 1991). Местный плакор покрыт сухой степью с доминированием тырсы, ковылка и ксерофитного степного разнотравья – полынка и грудницы – на черноземах южных. Ниже это сообщество сменяется полынно-типчаковой степью еще более ксерофитного облика – с обилием полукустарничков (кохии, курчавки, солянки), с низким проективным покрытием. Такая степь занимает гребень водораздельного склона. В месте перехода гребня в балочный склон ее сменяет разнотравно-тростниково-ковыльная степь с высоким участием ковыля длиннолистного, тростника, солодки и бобовника на смытых почвах с укороченным профилем. При

Таблица 1. Характеристика учетных точек линии почвенных ловушек на катене Кирилов дол

Позиция	Высота (м)*	Интервал (м)**	Примечания
1	0.300	—	Пойменные луга
2	1.352	21.4	
3	2.614	26.2	
4	3.605	9.6	Богаторазнотравно-типчаково-ковыльная степь
5	5.925	58.9	
6	8.298	42.3	Тростниковая степь балочного склона
7	16.494	44.0	
8	22.949	42.2	Сухая степь на гребне
9	27.021	23.7	
10	31.753	110.1	Сухая степь на плакоре

\* Превышение над уровнем дна ручья внизу катены.

\*\* Расстояние по склону от предыдущей точки.

переходе к делювиальному шлейфу она сменяется настоящей богаторазнотравно-типчаково-ковыльной степью на намытых черноземовидных почвах. Пойма занята лугом, характер которого меняется от остепненного в верхней части поймы до гигрофитного, узкой полосой окаймляющего русло.

В непосредственной близости, в верховьях Кирилова дола, расположен байрачный осиновый колкок. С ним связаны заросли кустарников (крушина, жостер, боярышник, вишня, терн) – дерезняки, образующие широкую опушку колка.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Учеты напочвенных животных на катене проводили с 7.07.1993 г. по 5.10.1993 г. и с 31.05.1994 г. по 25.08.1994 г. Беспозвоночных собирали в почвенные ловушки (стеклянные банки 0.5 л), на треть заполненные 4%-ным формалином, которые проверяли подекадно. Ловушки размещали по трансекте вдоль катены в 10 точках, по две (в 1993 г.) или три (в 1994 г.) в каждой учетной точке, треугольником со стороной 5–6 м. Положение точек оставалось неизменным на протяжении всей работы. Катена была промерена с помощью нивелира и для всех точек вычислено их относительное превышение над дном ручья и расстояние друг от друга. Характеристика учетных точек на профиле в каждой позиции дана в табл. 1. Точки 1–3 располагались в разных вариантах пойменных лугов, точки 4 и 5 – в пределах богаторазнотравно-типчаково-ковыльной степи на делювиальном шлейфе, 6 и 7 – в “тростниковой” степи балочного склона, 8 и 9 – в сухой степи на гребне, точка 10 – в сухой степи на плакоре (табл. 1).

Число пойманных в ловушки беспозвоночных в каждой точке за каждый учетный срок выража-

ли в количестве особей на 100 ловушко-суток (далее – ос. на 100 лов.-сут.). Такое преобразование делало полученные данные сравнимыми между собой. Из-за относительно крупных размеров представителей изучаемых видов сапрофагов (длина самого мелкого вида, *Cripticus quisquillus*, 6–7 мм), их сравнимой подвижности и преимущественно сумеречной и ночной активности стандартный метод сбора ловушками представлялся адекватным для изучения данного сообщества. Предполагалось, что при условии единообразия приемов проведения учетов, вероятность попасть в ловушку для особей одного вида зависит главным образом от их численности на единицу площади – плотности. Так были оценены относительное обилие и относительная динамическая плотность изучаемых видов.

В ходе работы производили измерение общей длины тела, а также длины и ширины мандибул ряда видов жуков-чернотелок. Измерения выполнены с помощью окуляр-микрометра на бинокулярной лупе МБС-9. Длину тела измеряли от концов мандибул до концов надкрыльев. Длину мандибул – от переднего конца мандибулы до центра заднего сочленовного бугорка, ширину мандибулы – в ее самой широкой части.

В работе рассмотрены 4 группы сапрофагов – чернотелки 9 видов (*Tentyria nomas* Pall., *Blaps lethifera* Marsh., *B. halophyla* F.-W., *Platyscelis hypolithos* Pall., *Oodescelis polita* (Strum), *Oodescelis melas* F.-W., *Pedinus femoralis* (L.), *Opatrum sabulosum* (L.), *Cripticus quisquillus* L., таракан *Ectobius duskei* Ad., двупарноногая многоножка *Megaphylum rossicum* (Timotheev) и мокрицы (Isopoda) одного вида. Представители этих видов составляли около 80% от числа отловленных экземпляров всех сапрофагов катены и 90–95% по биомассе. Материал хранится в коллекции Сибирского зоо-

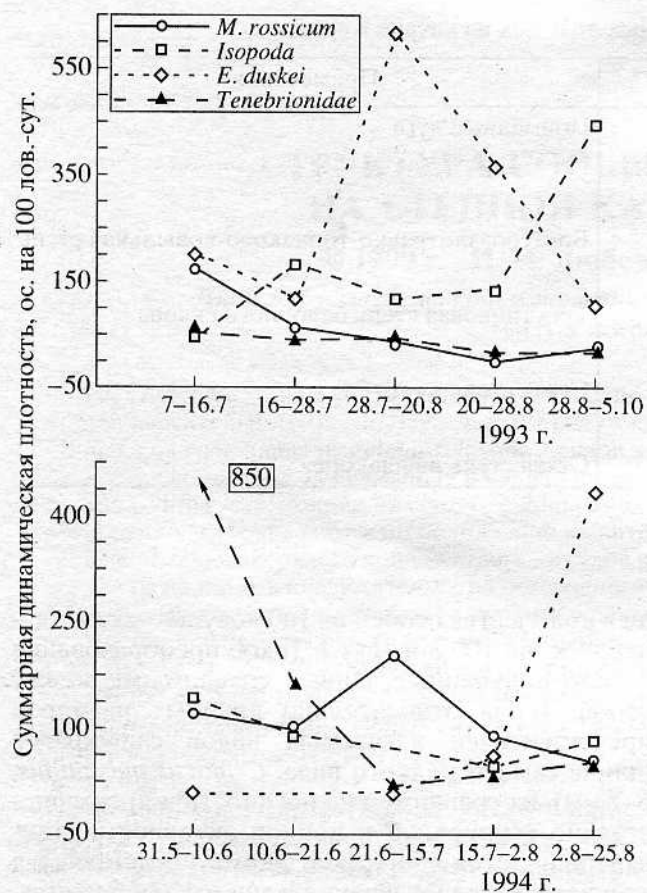


Рис. 1. Сезонная динамика численности сапрофагов катены Кириллов дол в 1993 и в 1994 гг.

логического музея (Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Сезонная динамика численности сапрофагов

(рис. 1)

Максимальная суммарная динамическая плотность (далее для краткости – плотность) чернотелок составляет 76 ос. на 100 лов.-сут., однако она достигается только ранним летом, на короткое время и исключительно за счет песчаного медляка *Opatrum sabulosum*, становящегося в первой декаде июня 1994 г. массовым видом. В течение остального сезона плотность чернотелок колеблется около 1–5 ос. на 100 лов.-сут., не испытывая значительных подъемов и понижений.

В 1993 г. плотность таракана Дуске в отдельных позициях превышала аналогичный показатель других насекомых-сапрофагов (чернотелок и мелких долгоносиков рода *Trachyphloeus*) почти на порядок. В отличие от всех остальных герпетобионтных насекомых, для таракана Дуске во второй половине июля характерно увеличение

плотности (от 7 до 60 ос. на 100 лов.-сут.), которая затем начинает постепенно снижаться и в конце сентября достигает прежних значений. В 1994 г. таракан имел значительно более низкую плотность, чем в 1993 г., и даже на пике в августе она достигала вдвое меньших значений. Налицо, однако, совпадение пиков этого показателя в оба года (август).

Многоножки имеют наибольшую плотность в 1993 г. в первой половине июля (около 20 ос. на 100 лов.-сут. в позиции), которая затем постепенно спадает до нуля и затем в сентябре несколько повышается. В 1994 г. максимальная плотность многоножек приходится на конец июня – первую половину июля (тот же срок), достигая примерно тех же значений. Однако к концу августа она не падает до нуля, а остается на уровне 4 ос. на 100 лов.-сут. в позиции.

Количество мокриц в ловушках максимально в сентябре в 1993 г. и в начале июня в 1994 г. Можно предположить что их сезонная динамика имеет две вершины, а второй пик (весенний в 1993 г. и осенний в 1994 г.) не захватывался периодом учетов. Весной плотность мокриц достигала 11 ос. на 100 лов.-сут. в позиции, а осенью – 45. В 1993 г. плотность мокриц в среднем выше.

Таким образом, потребители крупного растительного опада (чернотелки, многоножки, тараканы и мокрицы) последовательно достигают максимальной плотности в разное время в течение летнего сезона (начало июня – первая половина июля – август – сентябрь соответственно). Исключение составляют мокрицы, достигающие в начале лета 1994 г. пика плотности одновременно с чернотелками. По всей видимости, такое их распределение во времени не связано с особенностями жизненного цикла, так как на пике плотности у всех изученных групп попадались особи разных возрастов (исключая жуков-чернотелок, что связано с методикой учета ловушками).

### Распределение плотности сапрофагов по позициям катены

Все четыре основные группы сапрофагов населяют большую часть катены, однако их плотности в разных позициях существенно различаются.

Динамическая плотность чернотелок в 1993 г. особенно высока в 5-й, а также 9-й и 10-й позициях катены (соответственно, 8 и 6 ос. на 100 лов.-сут.). В 1994 г. распределение меняется: наиболее богаты чернотелками становятся на средние позиции, а нижние (позиции 2 и 3 – 40–50 ос. на 100 лов.-сут. на счет *Opatrum sabulosum*) и снова верхняя (позиция 10) за счет него же. Отбросив первую декаду июня с преобладанием песчаного медляка, получаем снижение максимальной

Таблица 2. Суммарная численность сапрофагов (особей на 100 лов.-сут.) на катене Кирилов дол в 1993 и 1994 гг.

Позиция	Tenebrionidae		<i>E. duskei</i>		Isopoda		<i>M. rossicum</i>	
	1993	1994	1993	1994	1993	1994	1993	1994
1	0.000	1.638	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	3.180
2	2.934	<b>47.386</b>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	4.550
3	2.712	39.204	0.790	4.560	0.000	1.520	0.000	12.410
4	3.342	21.566	13.430	21.280	5.280	0.000	0.000	0.000
5	<b>7.916</b>	13.132	<b>68.160</b>	<b>106.060</b>	0.000	5.220	4.170	32.320
6	1.702	1.504	59.914	45.600	0.000	3.330	6.250	49.220
7	3.750	14.554	23.218	4.100	32.440	44.120	12.730	93.370
8	2.000	2.310	28.808	25.650	<b>801.950</b>	<b>376.640</b>	65.870	109.740
9	5.316	13.520	21.248	22.800	85.910	6.370	<b>200.370</b>	<b>148.780</b>
10	<b>5.618</b>	<b>40.400</b>	47.700	<b>181.150</b>	2.900	0.000	0.000	0.000

Примечание. Максимальные значения выделены жирным шрифтом.

плотности втрое, однако картина меняется мало: по-прежнему самыми богатыми оказываются нижние позиции (2-я и 3-я), а также небольшой пик наблюдается в позиции 10.

Средняя плотность таракана Дуске за сезон 1993 г. особенно велика в середине катены (позиции 5 и 6, 68 и 60 ос. на 100 лов.-сут. соответственно). В 10-й (плакорной) позиции катены она также велика и достигает 48 ос. на 100 лов.-сут. В 1-й и 2-й позициях таракан совершенно не встречается, в 3-й отмечены лишь единичные особи (средняя плотность меньше 1). Можно предположить, что таракан избегает влажных биотопов с луговой растительностью и тяготеет к биотопам со средней влажностью (местный плакор и транзитные части катены). В 1994 г. сохраняется то же распределение, лишь с небольшими изменениями. Максимумы в 5-й и 10-й позициях становятся даже более выражены.

Таким образом, в 1993 г. (влажном) насекомые тяготеют к средним позициям катены за счет верхних и нижних позиций, которые они занимают в засушливом 1994 г.

Многоножки имеют безусловный максимум в позиции 9 в 1993 г. и позициях 8–9 в 1994 г. Мокрицы – в позиции 8 и в 1993 г., и в 1994 г. Таким образом, многоножки и мокрицы, с одной стороны, тараканы и чернотелки – с другой, образуют две группы, которые делят пространство катены. Тараканы и чернотелки предпочитают более влажные (транзитные и плакорную) позиции, а многоножки и мокрицы – более сухие (элювиальные) (табл. 2).

Обратим внимание, что если в 1993 г. максимальная плотность чернотелок была ниже таковой таракана на порядок, в мокрицы и кивсяка – даже на два, то в 1994 г. она составила от трети до

половины максимальных плотностей таракана и кивсяка.

Пики суммарной плотности всех доминирующих групп в каждом году разомкнуты, и приходится на различные позиции катены. В 1993 г. это наблюдалось для трех массовых групп, а максимумы плотности чернотелок совпадали с таковыми других сапрофагов. Однако в 1994 г., когда соотношение плотностей несколько выровнялось, произошло смещение нижнего пика чернотелок еще ниже по склону – в луговые позиции. Что касается второго – плакорного – пика, то он по-прежнему совпадает с пиком плотности таракана Дуске.

Заметим, что позиция 10 – одна из немногих, где почти или полностью отсутствуют две другие группы сапрофагов, особенно в 1994 г. При этом суммарная плотность всего населения сапрофагов за сезон 1993 г. в 10-й позиции была в 5.5 раз ниже, чем в 9-й и в 16 раз ниже, чем в 8-й позиции. В 9-й и 10-й позициях в июле и августе 1993 и в июне 1994 г. было оценено проективное покрытие растительности и опада на площадках 1 м<sup>2</sup>, которое составляло в 9-й и 10-й позициях – менее 20% и 50–60% соответственно. Покрытие опада – не более 10% и 90–95% соответственно. Таким образом, распределение плотности сапрофагов оказалось противоположно распределению запасов потенциальных пищевых ресурсов (растительного опада) и защитных качеств биотопа.

Поэтому можно предположить, что низкая плотность сапрофагов в 10-й позиции 1993 г. была связана не с ограниченностью доступных ресурсов, а с какими-то иными причинами. Увеличение плотности как таракана Дуске, так и чернотелок на плакоре в 1994 г. может быть интерпретировано как проникновение их в область “экологического разрежения”, где объем имеющихся пище-

**Таблица 3.** Распределение многочисленных видов чернотелок по позициям катены Кирилов дол (суммарная численность за два года, особей на 100 лов.-сут.)

Позиция	<i>Opatrum sabulosum</i>	<i>Cripticus quisquillus</i>	<i>Blaps lethifera</i>	<i>Tenthyria nomas</i>	<i>Pedinus femoralis</i>	<i>Oodescelis melas</i>	Сумма без <i>O. sabulosum</i>	Сумма
1	8.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	8.00
2	<b>210.81</b>	22.73	5.56	12.50	1.32	0.00	42.11	<b>252.92</b>
3	147.50	21.95	4.00	0.00	1.32	<b>31.62</b>	<b>58.89</b>	206.39
4	89.00	16.39	5.87	0.00	0.00	1.32	23.58	112.58
5	68.58	<b>27.08</b>	6.25	0.00	3.33	0.00	36.66	105.24
6	64.83	7.86	0.00	0.00	0.00	0.00	7.86	72.69
7	0.00	0.00	12.50	0.00	2.77	0.00	15.27	15.27
8	56.66	0.00	12.87	17.67	4.34	0.00	34.88	91.54
9	4.54	5.17	<b>20.57</b>	<b>43.59</b>	10.79	0.00	<b>80.12</b>	84.66
10	<b>174.66</b>	<b>14.83</b>	14.17	0.00	<b>17.36</b>	0.00	46.36	<b>221.02</b>

Примечание. Максимальные значения выделены жирным шрифтом.

вых ресурсов превышает возможности их освоения видами. Отметим, что в 1994 г. суммарная плотность сапрофагов в 10-й позиции уже несколько превышает плотность в 9-й и лишь в 2.3 раза ниже плотности в 8-й позиции.

Обратим еще внимание, что распределение по катене пиков плотности трех групп, доминировавших в 1993 г., сохранилось и в 1994 г., хотя погодные условия этих лет существенно различны. 1993 г. был экстремально влажным, в 1994 г. — умеренно засушливым и жарким. Единственная группа, чье пространственное распределение изменилось — чернотелки. Это изменение может быть вызвано прямым влиянием климата, что согласуется и с направлением сдвига — в более влажный биотоп. Но тогда требует объяснения отсутствия реакции других групп. Непротиворечивым объяснением может быть допущение, что распределение сапрофагов по катене регулируется угрозой конкуренции между видами. В свете этого можно понять и относительную независимость распределения от непосредственно действующих абиотических условий, и сдвиг максимума плотности именно чернотелок — как группы, резко увеличившей свою численность в нижних позициях с 1993 по 1994 г. и именно в том направлении по катене, где общая плотность сапрофагов ниже.

Необходимо оговориться, что мы не предполагаем наличия в данном сообществе актуальной конкуренции. Для этого имеющихся фактов недостаточно. Можно предположить, что пространственная (а как показано выше — и временная) структура сообщества сапрофагов сформировалась под влиянием “призрака конкурентного прошлого” (Connell, 1980) и/или под угрозой “конкурентного будущего”. В последнем случае имеется в виду, что наблюдаемое пространственно-временное распределение соответствует минималь-

ному уровню межвидовой конкуренции и всякое его изменение приводит к возрастанию конкуренции. Уходя от нее, виды возвращаются к прежним границам и вся система, таким образом, находится в потенциальной яме. В этом случае пик чернотелок в луговых позициях может отражать эволюционно закрепленные преферендумы, а небольшой пик в 5-й позиции оказался возможен просто вследствие общей низкой плотности чернотелок в 1993 г.

#### Структура ассамблеи чернотелок

До сих пор мы рассматривали чернотелок как единую группу. Это оправдано их общей невысокой плотностью, так что плотности отдельных видов (кроме, может быть, песчаного медляка) пренебрежимо малы сравнительно с другими группами сапрофагов. Однако представляет интерес сосуществование видов внутри данной группы.

Предыдущими исследованиями в Самарском Заволжье отмечалось 13 видов чернотелок (Алейникова, Утробина, 1964; Бушева, 1969), из которых нами отмечено 9. На катене резко доминирует один вид чернотелок, медляк песчаный (*Opatrum sabulosum*); также высока плотность дернового медляка *Cripticus quisquillus*. Эти два вида характерны для очень большого разнообразия биотопов — от влажных лугов до сухих степей (Мордкович, 1978), с тяготением к мезофильным местообитаниям. *Pedinus femoralis* также является лесостепным мезофилом; изученная катена находится на южном пределе распространения этого вида. *Oodescelis melas* приурочен к опушкам байрачных лесов и кустарникам. К плакорным степным видам из приведенного списка относятся лишь *Blaps lethifera* и *Tenthyria nomas*.

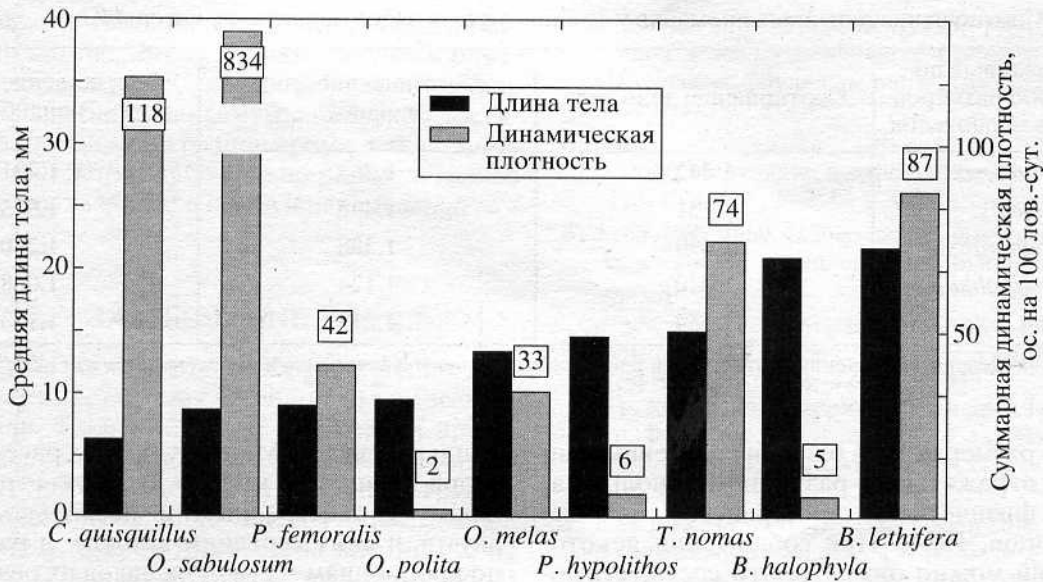


Рис. 2. Ранжированные по возрастанию средние длины тела чернотелок катены Кирилов дол (левые столбцы) с наложенной на них суммарной динамической плотностью соответствующих видов (правые столбцы).

Вообще, фауна чернотелок катены имеет, скорее, лесостепной облик, чем степной, что может быть связано с близостью трансекты к колку и мезофитной боковой балке. Виды чернотелок распределяются на катене в соответствии с известными для них биотопическими предпочтениями (табл. 3). Нижнюю половину катены населяют наиболее многочисленные *Opatrum sabulosum* и *Crypticus quisquillus*. При этом первый имеет четкий выраженный пик в позиции 2, а максимальная плотность *Crypticus quisquillus* "размазана" между позициями 2 и 5. Характерно, что плотность обоих этих видов вновь повышается на плакоре и они имеют второй пик в позиции 10. Плотность мезофильного *Pedinus femoralis* нарастает снизу вверх по катене, достигая максимума также на плакоре. *Oodescelis melas* встречается практически только в позиции 3. Остальные два вида, *Blaps lethifera* и *Tenthuria nomas*, максимально обильны в позиции 9, наиболее засушливой в пределах катены.

Распределение видов чернотелок по суммарному (все позиции за все сроки) обилию резко неравномерно. В их ассамблее абсолютно доминирует *Opatrum sabulosum*, плотность которого на 1-2 порядка превышает плотности любого другого вида чернотелок. Максимальная плотность чернотелок обуславливается присутствием этого вида и приходится на позиции 2 и 10. При его исключении максимальная плотность попадает на позиции 3 и 9 (табл. 3).

Видно, что пики плотности разных видов сгруппированы в 2-3-й и 9-10-й позициях. Значит ли это, что чернотелки здесь не сегрегированы в

потреблении общих для них ресурсов? Косвенным свидетельством такой сегрегации может служить соотношение размеров сосуществующих видов. Во многих случаях различия в промерах ротовых частей животных близких видов коррелируют с различиями в размерах потребляемых ими пищевых объектов. В частности, отмечалась такая корреляция между промерами мандибул и размерами жертв жуков-скакунов (Coleoptera, Carabidae, Cicindelinae) (Pearson, Mury, 1979). Если размеры ротовых частей пропорциональны общим размерам животных, то наблюдается корреляция размеров пищевых объектов и с последними. Она отмечена для таких сапрофагов, как моллюски Hydrobiidae (Fenchel, 1975). Кроме того,

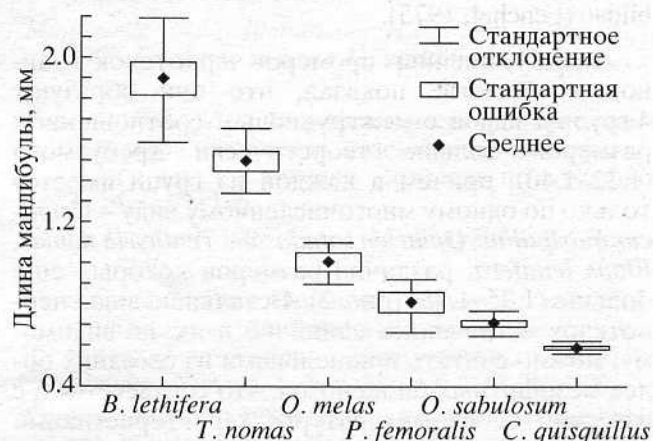


Рис. 3. Длина мандибул массовых видов чернотелок катены Кирилов дол.

Таблица 4. Соотношения линейных промеров у доминирующих видов чернотелок катены Кирилов дол

Ранжированные по уменьшению размеров пары видов чернотелок	Соотношение длин тела	Соотношение длин мандибул	Соотношение ширины мандибул
<i>B. lethifera</i> / <i>T. nomas</i>	<b>1.442</b>	<b>1.263</b>	1.221
<i>T. nomas</i> / <i>O. melas</i>	1.131	<b>1.495</b>	<b>1.525</b>
<i>O. melas</i> / <i>P. femoralis</i>	<b>1.490</b>	<b>1.258</b>	<b>1.260</b>
<i>P. femoralis</i> / <i>O. sabulosum</i>	1.040	1.124	1.068
<i>O. sabulosum</i> / <i>C. quisquillus</i>	<b>1.354</b>	1.213	1.153

Примечание. Выделенные значения соотношений равны соотношениям Хатчинсона или превышают их (1.26 раза).

различия в размерах тела близкородственных видов могут отражаться в различном использовании ими физического пространства биотопа (Walter, Norton, 1984). При соблюдении некоторых условий можно ожидать, что сосуществующие потенциальные конкуренты должны различаться по линейным промерам не менее, чем в 1.26–1.28 раза. Это соотношение носят имя Дж. Хатчинсона либо называется индексом Санта-Розалия. Его выполнению или невыполнению в реальных сообществах, а также интерпретации посвящена обширная литература (Simberloff, Boecklen, 1981; Wiens, 1982; Поговин, 1986; Джиллер, 1988; Азовский, 1990; Basset, 1995). Несмотря на дискуссионность данного правила, его выполнение в сообществе сосуществующих близкородственных видов явно свидетельствует об их расхождении по использованию трофических или других ресурсов (Джиллер, 1988). При этом не важно, стала ли данная сегрегация следствием конкуренции или же случайного подбора видов либо других причин, что обычно и дискутируется. Ранее выполнение правила Хатчинсона отмечалось для размерной структуры сообществ хищных жуков-скакунов (Pearson, Mury, 1979) и жуков-жужелиц *Pterostichus* (Coleoptera, Carabidae) (Brandl, Topp, 1985), а из сапрофагов, например, для моллюсков Hydrobiidae (Fenchel, 1975).

Анализ линейных промеров чернотелок в данном сообществе показал, что они образуют 4 группы видов с межгрупповым соотношением размеров больше теоретически требуемого (1.32–1.40), причем в каждой из групп имеется только по одному многочисленному виду – *Cripticus quisquillus*, *Opatrum sabulosum*, *Tenthyria nomas*, *Blaps lethifera*, различия размеров которых еще больше (1.35–1.75) (рис. 2). Остальные виды чернотелок встречались единично и их, по-видимому, можно считать пришельцами из соседних более мезофитных биоценозов, что согласуется и с известными из литературы характеристиками этих видов.

Мандибулы (как наиболее важные из пищевобывательных структур жуков) измеряли у 6 более

обильных видов. Мандибулы всех рассмотренных видов мощные, имеют сходную треугольную форму с заостренным и несколько загнутым внутрь и вниз передним концом, и различаются по пропорциям – у мелких видов их основание несколько шире. Длина мандибул достоверно пропорциональна их ширине ( $r = 1.00$ ,  $P < 0.05$ ), и оба показателя достоверно пропорциональны длине тела жука ( $r = 0.97–0.98$ ,  $P < 0.05$ ). Распределения длин мандибул разных видов и внутри каждого вида отличаются от нормального, возможно из-за малого объема выборки (промерено не более 15 экземпляров каждого вида).

Соотношения длин тела отличаются от соотношений размеров ротовых органов, хотя порядок видов остается тем же (рис. 3). Для пары видов *T. nomas*/*O. melas* соотношение размеров ротовых частей соответствует соотношению Хатчинсона, а длина тела – нет; наоборот, в случае *O. sabulosum*/*C. quisquillus* (самых многочисленных видов) соотношение длин тела соответствует соотношению Хатчинсона, а ротовых частей – нет. При этом последние два вида различаются по использованию пространства биотопа: *O. sabulosum* – напочвенный вид, а *C. quisquillus* – подстилочный. *P. femoralis* и *O. sabulosum* практически не различаются ни по соотношению длин тела, ни по соотношению мандибул. Однако, динамические плотности этих видов различаются почти на три порядка, в том числе на предпочитаемом ими обоими плакоре – на порядок.

Таким образом, соотношение Хатчинсона хотя бы по одному признаку (длине тела либо мандибул) выполняется в данной ассамблее для всех массовых видов чернотелок, за исключением резко различных (табл. 4).

Общая низкая плотность чернотелок и очень неравномерное распределение обилий не дают оснований предполагать существенной роли конкурентных отношений ни в пределах данной группы, ни с остальными сапрофагами, обитающими на катене (возможно, за исключением песчаного медляка). Тем не менее в пределах группы чернотелок наблюдается достаточно выраженная сег-

регация видов. Часть их, как описано выше, расходуется по катене, имея разомкнутые пики плотности. В тех случаях, когда несколько видов имеют совпадающие максимумы, они либо достигают этой плотности в разное время, как *O. sabulosum* и *C. quisquillus*, либо сильно различаются по размерам, как та же пара видов и пара *B. lethifera* – *T. nomas*.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучаемое сообщество герпетобионтных сапрофагов занимает катену Кирилов дол на всем ее протяжении. Таким образом, выбранный пространственный масштаб адекватен для рассмотрения структуры сообщества. 4 основные группы сапрофагов, населяющие катену практически сверху донизу, имеют максимумы плотности, не совпадающие ни в пространстве, ни во времени. В наиболее многовидовой группе – ассамблее чернотелок – виды только отчасти дифференцируют использование пространства и времени в том же масштабе, но размерная структура группы отвечает более тонкой сегрегации видов по использованию каких-то локальных ресурсов, типа пищевых или пространства в масштабе фитогенной мозаики и нанорельефа. Динамика всего сообщества в период 1993–1994 гг. может быть, с оговорками, интерпретирована как направляемая потенциальной конкуренцией за пищевые ресурсы.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы считают своим приятным долгом выразить искреннюю признательность следующим лицам за их неоценимую помощь при проведении настоящей работы: С.А. Шевченко и Е.А. Кизиловой за помощь в сборе материала; П.М. Дунину и Г.С. Розенбергу за техническую поддержку экспедиционных работ; Г.В. Тесленко за работу по первичной сортировке материала из почвенных ловушек; И.Б. Кнорру за определение видов чернотелок; Е. Костяной за измерения ротовых частей чернотелок; жителям пос. Фитали Т.И. и В.А. Аксеновым за гостеприимство. Особую благодарность авторы хотели бы выразить анонимным рецензентам за ряд важных замечаний, существенно улучшивших рукопись.

Часть работы поддержана грантом ISAR SSA 1–3 “Проектирование ландшафтного заказника “Синий Сырт”.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Азовский А.И., 1990. Таксономическое родство, морфологическое сходство и экологическая близость видов в сообществе морских псаммофильных инфузорий // Зоол. журн. Т. 69. Вып. 5. С. 5–16.

Алейникова М.М., Утробина Н.М., 1964. Фауна чернотелок и их размещение в Среднем Поволжье // Почвенная фауна Среднего Поволжья. М.: Наука. С. 52–66.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х т. М.: Мир. Т. 1. С. 1–667. Т. 2. С. 1–477.

Бушева А.В., 1969. Почвообитающие беспозвоночные солонцового комплекса Куйбышевской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Куйбышев. С. 1–24.

Герасимов И.П., Доскач А.Г., 1937. Геоморфологический очерк сыртовой области Нижнего Заволжья // Тр. комиссии по ирригации. Вып. 7. Почвенно-географические исследования в целях ирригации / Ред. Л.И. Прасолова. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 9–62.

Джиллер П., 1988. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир. С. 1–184.

Дорошева Е.А., Смелянский И.Э., Любчанский И.И., Резникова Ж.И., 1998. Структура сообщества муравьев степной катены по данным учетов почвенными ловушками // Муравьи и защита леса. Материалы X Всерос. мирмекологического симпозиума. М.: ИПЭЭ РАН. С. 58–63. – 1998а. Пространственно-временное распределение муравьев в пределах стоково-геохимической серии ландшафтов в степях Заволжья // Биологическое разнообразие животных Сибири. Материалы докл. симпозиума “110 лет сибирской зоологии”. Томск: ТГУ. С. 132–134.

Захаров А.С., 1971. Рельеф Куйбышевской области. Куйбышев: Куйбышевское книжное издательство. С. 1–84.

Любчанский И.И., Смелянский И.Э., Легалов А.А., Дудко Р.Ю., 1997. Население напочвенных беспозвоночных степной катены в Заволжье // Степи Евразии: сохранение природного разнообразия и мониторинг состояния экосистем. Материалы междунар. симпозиума. Оренбург. С. 109–110.

Мордкович В.Г., 1978. Зоологическая диагностика почв лесостепной и степной зон Сибири. Новосибирск: Наука. С. 1–110.

Мордкович В.Г., Шатохина Н.Г., Титлянова А.А., 1985. Степные катены. Новосибирск: Наука. С. 1–116.

Роговин К.А., 1986. Морфологическая дивергенция и структура сообществ наземных позвоночных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т. 14. С. 71–126.

Степи Евразии, 1991. Ред. Е.М. Лавренко. Л.: Наука. С. 1–146.

Стебаев И.В., 1963. Изменение животного населения почв в ходе их развития на скалах и на рыхлых продуктах выветривания в лесо-луговых ландшафтах Южного Урала // Pedobiologia. Т. 2. С. 265–309.

Стриганова Б.Р., 1980. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука. С. 1–244.

Basset A., 1995. Body size-related coexistence: an approach through allometric constraints on home-range use // Ecology. V. 76. № 4. P. 1027–1035.



- Brandl R., Topp R., 1985. Size structure of *Pterostichus* spp. (Carabidae): aspects of competition // *Oikos*. V. 44. № 2. P. 234–238.
- Connell J.H., 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past // *Oikos*. V. 35. № 1. P. 131–138.
- Fenchel T., 1975. Character displacement and coexistence in mud snails (Hydrobiidae) // *Oecologia*. V. 20. № 1. P. 367–376.
- Pearson D.L., Mury E.J., 1979. Character divergence and convergence among Tiger Beetles (Coleoptera: Cicindelidae) // *Ecology*. V. 60. P. 557–566.
- Simberloff D.S., Boecklen W., 1981. Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition // *Evolution*. V. 35. № 6. P. 1206–1228.
- Walter D.E., Norton R.A., 1984. Body size distribution in sympatric oribatid mites (Acariformes: Sarcoptiformes) from California pine litter // *Pedobiologia*. V. 27. № 2. P. 99–106.
- Wiens J.A., 1982. On size ratios and sequences in ecological communities: are there no rules? // *Ann. Zool. Fenn.* V. 19. № 2. P. 297–308.

## STRUCTURE OF SAPROPHAGOUS INVERTEBRATE COMMUNITY ON A CATENA IN THE STEPPE OF TRANS-VOLGA REGION

I. I. Lyubechanskii, I. E. Smelyanskii

*Institute of Animal Ecology and Systematics, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk 630091, Russia*

The saprophagous soil-surface invertebrate community was studied on a catena in Samara district. Nine Tenebrionidae (Coleoptera) species, *Megaphyllum rossicum* Timotheev (Diplopoda), *Ectobius duskei* Ad. (Blattoptera), and one Isopoda species were described on the catena. The density of Tenebrionidae (Coleoptera) species is maximum in early July, that of *Ectobius duskei* and Isopoda species, in August and in September, respectively. The maximum densities of invertebrates are registered in different catenary positions. So, woodlice and millipeds are abundant in various positions of the upper catena portion (dry steppe), cockroaches and darkling beetles are maximum in number on the flat interfluvium and in the lower part of the catena (steppe meadow). Tenebrionids are also of maximum abundance in various positions on the catena. According to linear sizes, Tenebrionidae species are divided into four groups with the intergroup length ratio 1.32–1.40. These values are 1.26–1.28 times greater than the well-known Hutchinson ratio. In each group there is a single species of high density (*Crypticus quisquillus* L., *Opatrum sabulosum* (L.), *Tenthertia nomas* pall., *Blaps lethifera* Marsh.), whose sizes differ to a greater degree (by 1.35–1.75 times).